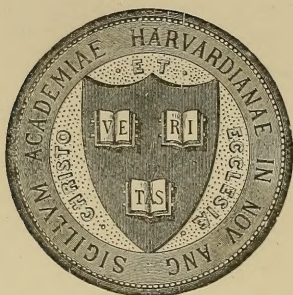




HARVARD UNIVERSITY.



LIBRARY

OF THE

MUSEUM OF COMPARATIVE ZOÖLOGY.

12080.

Bought.

August 6, 1907.



















12,080

# Internationale Monatsschrift

für

# Anatomie und Physiologie.

Herausgegeben

von

R. Anderson in Galway, C. Arnstein in Kasan,

Éd. van Beneden in Lüttich, S. Ramón y Cajal in Madrid, H. F. Formad  
in Philadelphia, C. Golgi in Pavia, G. Guldberg in Christiania, H. Hoyer  
in Warschau, S. Laskowski in Genf, A. Macalister in Cambridge,  
G. Retzius in Stockholm

**E. A. Schäfer**

in Edinburg

**L. Testut**

in Lyon

und

**Fr. Kopsch**

in Berlin.

Band XXI. Mit Tafel I—XX.

LEIPZIG

Verlag von Georg Thieme

Rabensteinplatz 2

1905.

vi-23  
1871  
1876  
M  
H  
m.

LIBRARY  
MUSEUM  
CAMBRIDGE MASS.









Herrn

**Professor Dr. Wilhelm Krause**

zur

**50jährigen Wiederkehr**

des Tages der Doktorpromotion

gewidmet von

seinen Schülern und Freunden,

sowie den

Herausgebern und dem Verleger

der

Internationalen Monatsschrift für Anatomie und Physiologie.





# Internationale Monatsschrift

für

# Anatomie und Physiologie.

---

Herausgegeben

von

R. Anderson in Galway, C. Arnstein in Kasan,  
Éd. van Beneden in Lüttich, S. Ramón y Cajal in Madrid, H. F. Formad  
in Philadelphia, C. Golgi in Pavia, G. Guldberg in Christiania, H. Hoyer  
in Warschau, S. Laskowski in Genf, A. Macalister in Cambridge,  
G. Retzius in Stockholm

**E. A. Schäfer**

in Edinburg

**L. Testut**

in Lyon

und

**Fr. Kopsch**

in Berlin.

Band XXI. Mit Tafel I—XX.



LEIPZIG

Verlag von Georg Thieme

Rabensteinplatz 2

1905.



# Inhalt.

---

Seite

<b>Dav. Carazzi</b> , Sulla circolazione arteriosa cardiaca ed esofagea dello <i>Scyllium catulus</i> . (Con Tav. I e 1 Fig.) . . . .	1
<b>Dr. Skrobansky</b> , Eine Methode der nachträglichen Färbung mit Bleu de Lyon und Pikrinsäure . . . . .	21
<b>Bernhard Rawitz</b> , Beiträge zur mikroskopischen Anatomie der Cetaceen. (Mit 3 Fig. im Text) . . . . .	23
<b>R. Balli</b> , L'occhio parietale dei sauri Lacertiliani e altri organi della volta talamencefalica. (Con 20 Figg.) . . . . .	31
<b>Hans Hamecher jr.</b> , Ueber die Lage des kopfbildenden Teils und der Wachstumszone für Rumpf und Schwanz (Fr. Kopsch) zum Blastoporusrande bei <i>Rana fusca</i> . (Mit Tafel II, III und 11 Textfiguren) . . . . .	85
<b>P. Bertacchini</b> , Un caso di doppio-pollice bilaterale nell'uomo e alcune considerazioni sul valore morfologico dell'iperdattilia nell'uomo . . . . .	126
<b>Fr. Kopsch</b> , Referate . . . . .	136
<b>Dr. Paul Bartels</b> , Ueber Rassenunterschiede am Schädel. (Mit Tafel IV und 1 Textfigur) . . . . .	137
<b>Dr. Heinrich Poll</b> , Die Anlage der Zwischenniere bei der europäischen Sumpfschildkröte ( <i>Emys europaea</i> ). (Mit Tafel V und 15 Textfiguren) . . . . .	195
<b>G. A. Guldberg</b> , Ueber die Krümmung des Oberschenkels ( <i>Curvatura diaphysis femoris</i> ) . . . . .	292
<b>Hans Virchow</b> , Ueber Zellen an der Oberfläche des Glaskörpers bei einem Alpakaschaf und bei zwei Hühnern. (Mit Tafel VI)	299



<b>W. Waldeyer,</b> Bemerkungen über Gruben, Kanäle und einige andere Besonderheiten am Körper des Grundbeins (Os basilare)	311
<b>R. J. Anderson,</b> Some Considerations respecting the Parietal Bone. (With 83 Fig.) . . . . .	319
<b>Fr. Kopsch,</b> Ueber den Kern der Thrombocyten und über einige Methoden zur Einführung in das Studium der Säugetier- Thrombocyten . . . . .	344
<b>Dr. F. Hein,</b> Betrachtungen über die Beckenfascie . . . . .	354
<b>S. R. Cajal,</b> Das Neurofibrillennetz der Retina. (Mit Tafel VII)	369
<b>Fr. Kopsch,</b> Referate . . . . .	400
<b>Edward Phelps Allis jr.,</b> The Latero-Sensory Canals and Related Bones in Fishes. (With plates VIII—XX) . . . . .	401
<b>Fr. Kopsch,</b> Referate . . . . .	504



# Sulla circolazione arteriosa cardiaca ed esofagea dello *Scyllium catulus*.

Di

**Dev. Carazzi.**

---

(Con la tavola I e 1 figura.)

---

## Sommario.

I. Introduzione e tecnica — II. Arterie coronarie. — III. Arterie epigastriche, epicoracoidee e coracoidee. — IV. Arterie pericardiali, cardio-cardiache. — V. Arterie esofagee superiori. — VI. Nomenclatura. Riassunto. Spiegazione della tavola.

---

## I. Introduzione e tecnica.

Le nostre conoscenze sul sistema arterioso dei Selaci si basano specialmente sui lavori dell'Hyrthl, descrittore preciso ed accurato.<sup>1)</sup> Dopo di lui ben poco è stato aggiunto che meriti ricordo. Un ampio, ma superficiale lavoro è quello di T. J. Parker sul *Mustelus antarcticus*<sup>2)</sup>; un buon contributo alla circolazione cardiaca ha fornito il Pavesi, nel suo studio sul genere *Selache*<sup>3)</sup>, e di recente G. H. Parker e la Davis

---

<sup>1)</sup> Hyrthl, J., Das arterielle Gefäßsystem der Rochen, in Denks. Math.-Naturw. Cl. Ak. Wiss. Wien, 15. p. 1, 1858.

— Die Kopfarterien der Haifische, idm. idm, 32. p. 263, 1872.

<sup>2)</sup> Parker, T. J., On the Blood-Vessels of *Mustelus Antarcticus* etc. in Philos. Trans. London, 177. p. 685, 1887.

<sup>3)</sup> Pavesi, P., Contrib. alla St. Nat. del genere *Selache*, in Ann. Mus. Civ. Genova, vol. 6, p. 5, 1874.

hanno pubblicato una nota sui vasi sanguigni del cuore di *Carcharias*, *Raja* e *Amia*.<sup>1)</sup>

La lettura dei soliti manuali di Anatomia comparata e di Zoologia ci dimostra che quanto trovasi raccolto nei vecchi e notissimi libri dello Stannius e del Milne Edwards rappresenta anche oggidi, poco su poco giù, lo stato attuale della morfologia, per quel che riguarda il sistema arterioso dei Selaci adulti. Non è quindi da meravigliarsi se il campo è tutt'altro che mietuto, e se con delle ricerche approfondite è possibile trovare ancora delle cose nuove da descrivere. Così è successo a me nel fare delle iniezioni del sistema arterioso in diversi esemplari del comune e maggiore Gattuccio: lo *Scyllium catulus* (*S. stellare*).

Limitando lo studio ad una sola specie, ma ripetendo le iniezioni su di una diecina di esemplari, ho potuto constatare due cose interessanti:

1. Descrizioni riferite a specie e a generi diversi di Squalidi corrispondono a disposizioni individuali di una stessa specie.

2. Le connessioni fra le varie parti del sistema arterioso, che già avevano colpito altri osservatori, sono molto più frequenti di quanto fin qui s'era creduto, e devono per conseguenza avere una grande importanza funzionale.

In questa Nota mi limito a riferire quanto ho osservato nella circolazione arteriosa ipobranchiale, cardiaca ed esofagea dello *Scyllium catulus*, rimandando ad altra occasione una più ampia trattazione, estesa a tutto il sistema vascolare.

Poche parole sulla tecnica. Ho fatto le iniezioni, come ha insegnato il Mayer, dall'arteria caudale, e sol quando volevo studiare il campo di distribuzione della celiaca facevo la legatura di quest'arteria, quanto più vicino all'aorta m'era possibile, ed iniettavo dall'arteria caudale. Quindi facevo una seconda iniezione, di colore diverso, dalla celiaca, spingendo naturalmente in direzione distale.

Come massa da iniezione ho quasi sempre adoperato quella del Teichmann, la quale (quando non si debbano fare iniezioni finissime)

---

<sup>1)</sup> Parker, G. H. & Davis Frederica, The Blood-Vessels of the Heart in *Carcharias*, *Raja* and *Amia*, in Proc. Boston Soc. N. H. 29. p. 163, 1899.



reputo superiore a tutte per i grandi vantaggi che possiede. Impastata a lungo la calce di Vienna con olio di lino cotto (e non crudo!), colorata la pasta con giallo cromo, preferibile al carminio e al blu di Prussia, per il minor costo e per la tendenza a saponificarsi con l'olio di lino, la rendevo liquida con etere solforico. Se si ha cura di fare una massa ben fluida l'iniezione penetrerà facilmente fin nelle più piccole arteriole. Dopo mezz'ora l'etere è già evaporato e si può cominciare la dissezione; ma è preferibile indurire prima tutto il pezzo, ciò che si ottiene facilmente lasciando l'animale in una soluzione di formalina al due o al tre per cento. Prima d'immergervelo si apre tutta la cavità addominale, con un lungo taglio, sulla linea mediana, che dalla cloaca arrivi fino alla cartilagine del cinto scapolare.

Per l'iniezione della celiaca mi servivo della gelatina colorata col blu di Prussia: cinque grammi di gelatina per cento d'acqua; e alla soluzione, fatta a leggero calore, aggiungevo cinque grammi di joduro potassico. Così la gelatina rimane liquida anche sotto i 20° C. e quindi l'iniezione si può fare senza ricorrere alla fastidiosa manovra del riscaldamento.<sup>1)</sup> L'indurimento della gelatina, in questo caso, si ottiene passando l'animale nella formalina 5<sup>o</sup>/<sub>0</sub> per un paio di giorni.

## II. Arterie coronarie.

La loro origine dalle ipobranchiali, o dai tronchi riunienti queste arterie è comune con le epicoracoidee. Nel caso più semplice abbiamo una sola coronaria inferiore, o ventrale (fig. 3, *c. inf. s.*) ed una sola superiore, o dorsale (fig. 5, *c. s. d.*). Ma anche qui esiste ventralmente un'altra piccola arteria, che si distribuisce sul cono arterioso (fig. 3, *a. c. a.*), e così pure dorsalmente è visibile un'arteriuzza che percorre longitudinalmente il cono e finisce col riunirsi, dietro l'orecchietta, proprio vicino al solco atrio-ventricolare, ad un ramo della coronaria superiore (fig. 5, *c. s. s.*). Talvolta quest'arteriola non raggiunge il solco e si limita a vascolarizzare, sul lato dorsale, il cono arterioso.

<sup>1)</sup> Tandler, J., Mikroskopische Injektionen mit kaltflüssiger Gelatine, in Z. wiss. Mikr. 18. p. 22, 1901.

Quando esiste una sola coronaria ventrale essa rimane indivisa fino al solco cono-ventricolare e qui si dicotomizza o si tripartisce. In quest'ultimo caso, il minore dei tre rami è il mediano (fig. 3), i laterali sono i più grandi ed il sinistro predomina sul destro. Quest'ultimo e il mediano si distribuiscono sulla faccia ventrale del ventricolo, mentre il ramo sinistro si stende sullo spigolo sinistro del cuore. E qui sullo spigolo, in vicinanza del solco atrio ventricolare, detto ramo sinistro si riunisce con un brevissimo tronco alla coronaria superiore (vedi l'indicazione della comunicazione con un asterisco \* nelle figure 3 e 5). Invece il ramo destro della coronaria ventrale, benchè si avvicini con un forte gomito (presso il solco cono-ventricolare) ad un gomito corrispondente della coronaria superiore, non si unisce con questa.

Anche la coronaria superiore destra, che nasce dall'arteria ipobrancale corrispondente (fig. 5, *c. s. d.*), ma che può anche prendere origine da un tronco riuniente le aa. ipobranicali, si divide alla superficie del ventricolo. E può dare, come l'inferiore, due o tre rami di dimensioni diverse, ma dei quali il destro decorre lungo lo spigolo corrispondente del ventricolo, ivi suddividendosi, per dare anche un robusto ramo ventrale.

Non di rado la coronaria inferiore è doppia, vale a dire che fin dalle origini abbiamo due tronchi di egual valore i quali, mantenendosi separati, decorrono lungo il cono (al quale possono dare dei ramuscoli) e si distribuiscono sulla superficie ventrale del cuore, occupando, talvolta, anche parte dell'area dorsale. Doppie coronarie ventrali mostrano appunto le figure 4 e 8 (*c. inf. s.*, *c. inf. d.*). Può anche darsi che le due arterie sieno congiunte da un ramo anastomotico (fig. 4, *r. a. c.*), oppure che si mantengano indipendenti su tutto il loro percorso. Nel caso della figura 4 il cuore non è rappresentato dorsalmente perchè qui, come nella figura 9, esisteva una sola coronaria superiore. La figura 9 mostra anche come porzione del territorio dorsale possa essere vascolarizzato dalla coronaria ventrale sinistra; invece la figura 4 mette in evidenza che un grosso ramo della coron. infer. destra fa altrettanto.

Non vi può esser dubbio che quando esiste una seconda coronaria ven-

trale questa altro non è che l'arteria del cono arterioso (fig. 3, *a. c. a.*) maggiormente sviluppata, e che perciò in tal caso è più opportuno denominar arteria coronaria inferiore destra (fig. 4, 6, 8, *c. inf. d.*).

Le figure 3, 4 e 8 mostrano che la ramificazione delle coronarie ventrali può variare sensibilmente. Nella prima la coronaria inferiore sinistra dà tre rami e si divide soltanto dopo che ha percorso tutto il cono arterioso. Nella figura 4 la sinistra rimane indivisa anche dopo che ha raggiunto la metà della superficie ventricolare; la destra si dicotomizza sul cono e il ramo sinistro, dopo essersi riunita con un grosso tronco alla corrispondente arteria di sinistra, scende a distribuirsi sulla faccia ventrale del cuore; il maggior tronco di destra torna a dividersi poco sopra il solco cono-ventricolare, e, mentre il ramo minore, di sinistra, rimane sulla faccia ventrale, il maggiore piega dietro lo spigolo e si distribuisce sulla faccia dorsale. Nella figura 8 abbiamo un comportamento di gran lunga diverso. La coronaria sinistra, indivisa sul cono, si dicotomizza a livello del solco cono-ventricolare dando un ramo ventrale verso destra ed uno dorsale a sinistra. La coronaria destra si bipartisce ancora sul cono e poi subito il ramo di sinistra torna a dividersi e le suddivisioni di tutti e tre i rami coprono quasi interamente la superficie ventrale del cuore.

Ancora più complicata è la circolazione arteriosa cardiaca nel caso rappresentato dalle figure 6 e 7. Qui le coronarie sono addirittura quattro, due ventrali e due dorsali, oppure, per esprimersi più esattamente, una ventrale e una laterale sinistra, una dorsale e una laterale destra. Del resto anche qui appare evidente che la seconda dorsale rappresenta un maggior sviluppo dell'arteria decorrente lungo il cono arterioso della fig. 5 (*c. s. s.*). Una singolarità della coronaria superiore sinistra, rappresentata nella figura 7, è la sua doppia origine; infatti essa si forma, dalla parte cefalica del cono arterioso, a spese di due vasi, uno dei quali sorge a destra dall'ipobranchiale corrispondente, nel punto dove quest'ultima si trasforma in arteria pericardiale destra (fig. 7, *a. p. d.*); l'altro proviene da sinistra e precisamente sul tratto comune di origine delle coronarie ventrali e della epicoracoidea di sinistra (*a. ep. s.*).

---



Queste numerose variazioni dello sviluppo delle arterie coronarie nello *Scyllium catulus* non hanno nessun rapporto nè con l'età, nè col sesso. Infatti gli esemplari dei quali mi son servito per le iniezioni erano sempre adulti; i cuori raffigurati in 3, 5, 6 e 7 appartenevano a delle femmine; quelli delle figure 8, 9 e 4 a dei maschi. Variazioni su per giù simili a quelle più sopra descritte ho riscontrato in altri esemplari della stessa specie.

Riassumendo, noi vediamo che nello *Scyllium catulus* la circolazione arteriosa cardiaca varia tanto che dal caso più semplice di una sola arteria coronaria ventrale (o inferiore) ed una sola dorsale (o superiore), si può passare con tutte le gradazioni intermedie fino ad avere due coronarie ventrali e due dorsali. Anche le variazioni nel modo di ramificarsi e di distribuirsi delle coronarie sono così numerose e comprendono tante combinazioni che non si può in nessun modo trovare un tipo determinato e caratteristico.

---

Degli autori che si sono occupati della circolazione arteriosa cardiaca degli Squalidi il solo che dà una descrizione particolareggiata delle coronarie è il Pavesi<sup>1)</sup>; in un esemplare di *Selache* egli ha visto una sola coronaria ventrale ed una dorsale, riunite sul cono da un grosso tronco e poi ramificantesi sul cuore in modo che il territorio vascolare della prima è maggiore di quello della seconda. Sulla origine delle coronarie e su tutta l'interessante e difficile circolazione arteriosa ipobranchiale, disgraziatamente, il Pavesi nulla poté far conoscere, perchè il raro esemplare da lui studiato era stato mutilato prima di venire nelle sue mani.

Secondo Parker & Davis<sup>2)</sup> in *Carcharias littoralis* Mitchill esisterebbe pure una sola coronaria ventrale ed una dorsale, e (ciò che appare strano) le due arterie prenderebbero origine da due sistemi arteriosi completamente separati fra di loro. Infatti, mentre la ventrale nascerebbe da una ipobranchiale impari, che risulta dalla fusione delle arterie proprie delle branchie degli archi anteriori, la dorsale originerebbe dalle arterie commessurali provenienti dalle arterie pro-

<sup>1)</sup> op. cit. p. 66—68.

<sup>2)</sup> op. cit. p. 166—167.

prie delle branchie dei due ultimi archi. Vi sarebbe bensì una lontana comunicazione con un tronco che unisce le arterie branchiali del terzo e quarto arco, ma intorno al cono e all'aorta ventrale i due sistemi dorsale e ventrale sarebbero completamente separati. Caso unico fra tutti gli Squalidi fin qui studiati dagli altri osservatori (Hyrtil, T. J. Parker e chi scrive), e che perciò meriterebbe di essere confermato con ulteriori ricerche. Non è questa la sola singolarità da notare nel lavoro dei due autori americani; infatti ecco testualmente com'essi si esprimono a proposito della coronaria dorsale: „A dorsal coronary artery is formed on the dorsal side of the ventral aorta by a corresponding union of the right and left commissural arteries, supplemented by the sixth when they are present. The trunk thus formed lies so near the heart that it may be called the dorsal coronary artery, though it might impropriety be regarded as in part a median hypobranchial“ (p. 166). Ora, come mostra la fig. 4 della tav. 2 degli autori, è evidente che la coronaria è proprio una coronaria, vale a dire un'arteria che stendendosi dorsalmente al cono si ramifica e si distribuisce sul lato dorsale del ventricolo; riesce quindi oscura la distinzione fatta nella prima parte dell'ultimo periodo ora citato. Del quale poi mi rimane addirittura incomprensibile la fine, perchè gli autori hanno più sopra chiamata ipobranchiale l'arteria mediana ventrale che dà origine alla corrispondente coronaria e che è del tutto separata dalle arterie dorsali al cono.

Il T. J. Parker è brevissimo nella descrizione delle coronarie del *Mustelus antarcticus*<sup>1)</sup>, anche qui due in tutto.

L'Hyrtil<sup>2)</sup> descrive la circolazione arteriosa ventrale nella regione ipobranchiale e cardiaca dello *Scyllium catulus* e del *canicula*; sarà quindi opportuno, per maggiore chiarezza, riportare qui tutto il brano, al quale dovrò più innanzi ripetutamente riferirmi:

„Die ventrale arterielle Verlängerung des zweiten Kiemensackes der Scyllien will ich *Arteria cardio-cardiaca* nennen, welcher etwas sonderbar klingende Name durch die nun folgende Beschreibung dieses Gefäßes hinlänglich gerechtfertigt wird.

<sup>1)</sup> op. cit. p. 697.

<sup>2)</sup> op. cit. 1872, p. 267.

Ich sehe bei *Scyllium catulus* und *canicula* dieses Gefäss in schräg nach innen und hinten gehender Richtung an den Stamm der *Arteria branchialis communis* treten und sich daselbst in zwei Äste teilen. Der eine, welchen ich *Ramus inferior* nennen will, legt sich an die untere Peripherie des Hauptstammes der Kiemenschlagader, sendet eine *Arteria nutriens recurrens (branchialis)* zum dritten Kiemensack, anastomosiert mit demselben Aste der anderen Seite, um sich gleich wieder von ihm zu trennen und zum Ventrikel des Herzens auszuläufen. In der Furche zwischen Herzkammer und Wurzel der *Arteria branchialis communis* anastomosiert er neuerdings mit der gleichnamigen Arterie der anderen Seite, und zwar doppelt — an der unteren und oberen Gegend dieser Furche —, so, dass ein vollständiger arterieller Kranz zu stande kommt. Auf der Oberfläche des Herzfleisches zerfährt unser Ast in vier bis fünf Zweige, welche an der unteren und oberen Fläche des Herzens bis gegen die Spitze hin auslaufen, und nicht, wie es bei den Knochenfischen der Fall ist, bloss die oberflächliche Rindenschicht des Herzfleisches, sondern die ganze Dicke der Kammerwand mit ihrem feinen Geäste durchdringen. — Aus der ersten Anastomose der beiderseitigen *Rami inferiores* tritt ein stärkeres unpaares Gefäss hervor, welches Haut und Muskulatur der Kehle bis zum Schultergürtel hin mit Zweigen beteiligt, und dicht an ihm ein schwächeres, welches als *Arteria nutritia* die primären Zweige der gemeinschaftlichen Kiemenschlagader bis in die Furchen der knorpeligen Kiemenbogen hinein begleitet.

Der zweite Teilungsast der *Arteria cardio-cardiaca*, als *Ramus superior*, legt sich an die untere Fläche der *Cartilago subpharyngea impar* und verbindet sich gleichfalls mit einem entsprechenden Aste der gegenseitigen Schlagader, aus welcher Anastomose ein langer, auf der oberen Wand der gemeinschaftlichen Kiemenschlagader zum Herzen auslaufender Zweig hervorgeht, welcher aber nicht der Kammer, sondern der sehr umfangreichen Vorkammer angehört. Hierauf zieht die Fortsetzung des *Ramus superior* über dem Herzbentel am Seitenrande der *Cartilago subpharyngea* nach rückwärts weiter, hängt mit den arteriellen Gefässen an der unteren Fläche der *Arteria branchialis communis* durch eine sehr stattliche Anastomose zusammen, gibt an



die untere Commissur des vierten und fünften Kiemensackes ernährende Zweigchen und setzt sich am hinteren Ende der *Cartilago subpharyngea* in den dicken Fleischbeleg der *Cardia* des Magens fort, in welchem er sich durch zahlreiche und dicke Anastomosen seiner Zweige unter sich, und mit jenen der anderen Seite, zu einem grobstämmigen Netz auflöst. Der linke *Ramus superior* übertrifft den rechten an Stärke. Die gleichen griechischen Namen für Herz und Magenmund lassen für diesen arteriellen Gefässapparat keinen anderen Namen schmieden, als den einer *Arteria cardio-cardiaca*.“

Per quel che riguarda le aa. coronarie, risulta dalla descrizione dell'Hyrtl (non accompagnata da figure) ch'egli ha visto due arterie ventrali subeguali, ed una dorsale. Ma quest'ultima vascolarizzerebbe soltanto l'orecchietta, ciò ch'è in disaccordo con quel che ha visto Pavesi in *Selache* e il Parker e la Davis in *Carcharias*. Io son sicuro poi che in tutti gli *Scyllium* da me iniettati la coronaria dorsale si distribuisce alla parete dorsale del ventricolo e appena qualche ramuscolo (visibile solo nelle iniezioni meglio riuscite) giunge all'orecchietta; precisamente come vide il Pavesi in *Selache*.

Per *Squatina vulgaris* l'Hyrtl<sup>1)</sup> così si esprime: „Die ventrale Verlängerung der zweiten Kiemensackvene steht mit demselben Gefäss der anderen Seite über der gemeinschaftlichen Kiemenschlagader in querer anastomotischer Verbindung. Das rechtsseitige Gefäss versorgt allein das Herz mit einem starken, am Kiemenschlagaderstamme zur Herzbasis laufenden Aste, während der korrespondierende linke, von fast kapillarer Feinheit, nur den Bulbus dieses Hauptstammes ernährt. Die Fortsetzung des Gefässes hält sich an die seitliche Wand des Herzbeutels, versorgt diesen und das Diaphragma und begibt sich dann an den inneren Rand des Schulterknorpels (*Os coracoideum*), wo er mit einem daselbst von oben herabkommenden starken Zweige der Schlüsselbeinarterie anastomosiert.“

E per *Acanthias vulgaris*: „Von den ventralen Verlängerungen der Venen des zweiten Kiemensackes versorgt (wie bei *Squatina*) nur die rechte das Herz; die linke verliert sich bloss im Bulbus. Die rechte setzt

<sup>1)</sup> op. cit. 1872, p. 268—69.

sich am Seitenrand der *Cartilago subpharyngea* bis zum Diaphragma fort, anastomosiert aber nicht mit der Schlüsselbeinarterie, sondern verliert sich in den Muskeln, welche am Schultergürtel angreifen.“

E, finalmente, per *Mustelus stellatus* l'Hyrtl<sup>1)</sup> dice: „Ein sehr auffälliges Verhalten zeigen die ventralen arteriellen Verlängerungen sämtlicher Kiemenvenen. . . . Diese, an der ventralen Kommissur der Kiemensäcke je einer Seite hervortretenden Gefäße werden durch Anastomosmen, welche sie sich einander zusenden, zu einem Netz verbunden. Beide Netze konvergieren gegen den Bulbus der Haupt-Kiemenschlagader, wo sie konfluieren, und die *Arteriae coronariae*, zwei untere und zwei obere, aus sich hervortreten lassen. Nach rückwärts zu verarmt das Netz etc.“

Dimostrano queste citazioni la verità dell'assunto che primo mi sono proposto, cioè che in diverse specie di Squalidi si trovano descritte delle disposizioni nella distribuzione delle aa. coronarie che corrispondono alle più notevoli variazioni di dette arterie nello *Scyllium catulus*.

### III. Arterie epigastriche, epicoracoidee e coracoidee.

In *Scyllium catulus* non esiste un'arteria ipobranchiale impari mediana, come è figurata dal Parker per *Mustelus*, e da Parker & Davis per *Carcharias*. Appena un brevissimo tronco (fig. 3, *Tr.*) mediano si scorge ventralmente all'aorta ventrale, tra l'origine delle epicoracoidee e delle coronarie inferiori; e questo breve tronco, che manda anche un ramo (fig. 6, *r.m.*) ai muscoli ventrali, deve corrispondere a quello ipobranchiale e al forte vaso impari, di cui parla Hyrtl nel brano prima citato. Del resto nello *Scyllium* i vasi ipobranchiali sono pari, se per tali devono esser denominati i collettori delle aa. proprie delle branchie. Essi decorrono longitudinalmente, fiancheggiando l'aorta ventrale e quindi, più in basso, il cono arterioso (fig. 5 e 6, *a.ip.*); giunti sulla parte dorsale del pericardio, cioè sulla cartilagine impari subfaringea, si continuano nelle aa. pericardiali,

<sup>1)</sup> op. cit. 1872, p. 271.

costituendo la parte anteriore di quelle che l'Hyrtl chiama cardio-cardiache.

Se fin qui è facile comprendere di quali vasi hanno inteso parlare gli autori, difficile è stabilire quale sia l'arteria, o le arterie epigastriche.

Per intendersi converrà completare la descrizione dei vasi arteriosi della regione ipobranchiale e cardiaca dello *Scyllium*, quale risulta dalle mie iniezioni.

Alla sommità del cono arterioso, dove questo si trasforma nell'arteria ventrale, dei tronchi trasversi riuniscono le ipobranchiali tanto dorsalmente che ventralmente; ed è dai tronchi riunienti ventrali che si forma il breve e grosso tronco, del quale ho fatto qui sopra parola (fig. 3, *Tr.*). Esso dà origine, non solo al ramo (*r.m.*) che va ai muscoli ventrali e alle due arterie ventrali cardiache, ma anche a due vasi che portandosi un poco ventralmente e poi all'infuori (fig. 3 e 6, *a.p.d.*, *a.p.s.*) danno piccoli ramuscoli ai muscoli ventrali e si continuano verso l'esterno e caudalmente seguendo le pareti laterali del pericardio. Quivi si avvicinano alla cartilagine coracoidea, fino al punto dove la brachiale (ramo della succlavia) perfora detta cartilagine, e ad essa brachiale si anastomizzano. In questo modo si stabilisce una comunicazione fra la circolazione arteriosa delle pinne pettorali e quella della regione ipobranchiale e cardiaca.

Nessun dubbio che queste aa. epicoracoidee corrispondono alle due arterie descritte dal Parker (87) come nascenti dalle succlavie (vedi la sua fig. 2, tav. 34) e riunientisi ventralmente al ventricolo per formare un vaso impari, da lui denominato, molto impropriamente, arteria ipobranchiale, che risalendo lungo il cono si unisce all'origine delle succlavie e a tutto il sistema ipobranchiale. E son d'accordo col Parker & Davis<sup>1)</sup> nel negare quanto ammette il Parker, cioè che tali arterie epicoracoidee (coracoidee per i due autori americani) nascano dalle succlavie. Evidentemente esse nascono dal sistema ipobranchiale, insieme con la coronaria (o le coronarie) ventrale, e la connessione con la succlavia, o, a meglio dire, con la brachiale è secon-

<sup>1)</sup> op. cit. p. 165.



daria, è una semplice anastomosi. Infatti mentre questi vasi epicoracoidei sono sempre ben visibili alla loro origine, cioè ventralmente al cono arterioso, e se ne vedono sempre le ramificazioni ai muscoli ventrali, non di rado riesce impossibile seguirli fino alla loro anastomosi con le brachiali, sia quando gli esemplari son molto piccoli, sia quando l'iniezione non ha raggiunto una grande penetrazione. Se tali arterie nascessero dalle succlavie dovrebbe accadere l'inverso e l'iniezione esser visibile presso le brachiali ed arrestarsi prima di raggiungere il sistema ipobranchiale e cardiaco.

Una riprova l'abbiamo consultando l'Hyrthl<sup>1)</sup> il quale, se non ha visto completamente le aa. epicoracoidee nello *Scyllium*, le ricorda esplicitamente per *Squatina* e ne nega l'esistenza in *Acanthias*, come si può vedere dalle citazioni più sopra riportate. E a questo proposito è giusto ricordare che il Parker ('87) cade in un altro errore attribuendosi la scoperta di questi vasi negli Squalidi, scoperta fatta dall'Hyrthl fin dal 1872, nel lavoro più volte citato, ma rimasto sconosciuto all'autore inglese.

Parker & Davis non fanno parola di arterie coracoidee in *Carcharias*, invece accennano<sup>2)</sup> ad un ramo impari, che si stacca dall'ipobranchiale comune, nel punto di origine della coronaria ventrale, ed al quale assegnano il nome, dato da Hyrthl, di *arteria epigastrica*, rappresentata anche nella loro fig. 1 tav. 1 come un tronco vistoso, più grosso dell'arteria coronaria ventrale. Disgraziatamente di tale epigastrica altro non ci dicono che essa „è distribuita ai muscoli che circondano lo spazio pericardiale“. Con le quali parole mi pare ch'essa non possa omologarsi in *Scyllium* che a quell'arteriuzza (fig. 6 e 8, r. m.) originantesi nel tronco comune alle coronarie ventrali e alle epicoracoidee. Il Parker ('87) non fa menzione di un tale ramo impari per *Mustelus*.

Parker & Davis, dopo le parole qui sopra citate, aggiungono: „According to Hyrthl this artery also occurs in *Acanthias* and *Zygaena*. It has been identified in *Squatina* (Hyrthl) and in *Mustelus* (Parker), in both of which it anastomoses with what we have called the coracoid

<sup>1)</sup> op. cit. 1872.

<sup>2)</sup> op. cit. p. 167.

artery, thus establishing connections between the subclavian and the median hypobranchial systems.“ Con queste parole mi pare che la questione, invece che chiarita, sia resa più oscura. Mi pare poco esatto omologare un'arteria impari, che si esaurisce presto sui muscoli ventrali, con delle arterie pari, di percorso molto più lungo, e che hanno per scopo precipuo di stabilire una connessione con le succlavie. Quando poi, come ho dimostrato per *Scyllium*, esistono contemporaneamente e l'arteria impari e le arterie pari l'omologia diventa insostenibile.

Vero è che l'Hyrtl, venendo meno alla sua consueta precisione, chiama arterie epigastriche le due pari di *Mustelus stellatus* e arteria epigastrica quella impari di *Zygaena malleus*; ma si deve aggiungere che per l'Hyrtl tali arterie sono sempre destinate a muscoli ed hanno un decorso longitudinale, e che mai egli s'è pensato di omologarle ad arterie destinate ad anastomosi con le succlavie.

In conclusione: le ipobranchiali laterali del Parker ('87), le coracoidee di Parker & Davis e le mie epicoracoidee sono arterie pari, che uniscono il sistema arterioso ipobranchiale e cardiaco con le succlavie. Quanto all'arteria (o alle arterie) epigastrica è difficile per ora assegnarle il suo giusto valore, ma sembra ragionevole considerarla come del tutto diversa dalle coracoidee, e destinata soltanto a dare rami ai muscoli addominali, come esplicitamente e molto chiaramente dice l'Hyrtl<sup>1)</sup>, per *Zygaena malleus*: „ . . . Arteria epigastrica, welche sich in der Bauchmuskulatur weit nach rückwärts, bis in die Gegend des Beckens verfolgen lässt.“ Ora è lampante che un'arteria impari e che si estende fino al cinto pelvico non può mai aver niente di comune con le due coracoidee.

#### IV. Arterie pericardiali, cardio-cardiache.

Se si solleva il cuore dello *Scyllium catulus*, portandolo all'innanzi, in modo da scoprire la parte dorsale del pericardio che aderisce strettamente alla cartilagine subfaringea, si scorge la continuazione delle

<sup>1)</sup> op. cit. 1872, p. 271.

due arterie ipobranchiali, le quali (dopo dato uno o anche due tronchi riuniti) si stendono parallelamente sulla base del pericardio. È qui anche che prende origine la (o le) coronaria dorsale ed è qui che le ipobranchiali diventano le pericardiali. Esse son doppie fin dall'origine (secondo il Parker, in *Mustelus antarcticus* nascono da un tronco impari) e dopo breve percorso si approfondano nella cartilagine e scompaiono. Ma con una accurata dissezione si scorge ch'esse, dato origine ad un piccolo ramo che si porta esternamente ad angolo retto, s'insinuano, sotto al seno di Cuvier, fra lo strato muscolare e quello mucoso dell'esofago (fig. 1, *a. c. c.*).

Nessun dubbio che son queste le arterie descritte, ma non figurate dall'Hyrthl, ed alle quali egli assegna il nome di arterie cardio-cardiache.<sup>1)</sup> Le due arterie si anastomizzano ripetutamente fra di loro, come si scorge nella figura 1, anzi talora formano un plesso molto più complicato, e giunte al terzo inferiore dell'esofago riacquistano la loro individualità, per finire, mediante diversi rami anastomotici, col riunirsi con le diramazioni dell'arteria gastrica anteriore (fig. 1, *a. g. a.*), proveniente dalla celiaca.

L'Hyrthl non ha visto questa interessante anastomosi, ciò che si spiega facilmente ricordando, com'egli stesso avverte esplicitamente<sup>2)</sup> che la massa d'iniezioni veniva da lui spinta appunto dal tronco celiaco verso l'aorta dorsale; di conseguenza il territorio della celiaca non veniva iniettato. Della qualcosa l'autore non si curava, perchè suo proposito era di studiare le arterie del capo.

In nessun altro degli autori che si sono occupati del sistema vascolare dei Selaci ho trovato menzione di tale importante comunicazione fra le arterie addominali e quelle della regione branchio-cardiaca.

## V. Arterie esofagee superiori.

Anche all'acuto Hyrthl è completamente sfuggita questa nuova anastomosi fra l'origine dell'aorta dorsale e i rami della celiaca, che ora brevemente descriverò.

<sup>1)</sup> Vedi citaz. a pag. 8.

<sup>2)</sup> op. cit. 1872, p. 272.

Nel più grosso esemplare di *Scyllium catulus* da me iniettato (era una femmina) ho trovato che, dorsalmente al faringe, sul tratto di riunione delle due prime paia di arterie branchiali efferenti, parte un'arteria mediana, la quale dopo breve tragitto, e precisamente in corrispondenza del tronco di unione del terzo e quarto paio di arterie branchiali efferenti, e quindi all'origine dell'aorta dorsale, si divide in due rami. Questi si portano un poco esternamente e poi decorrono longitudinalmente fra lo strato muscolare e quello mucoso dell'esofago (fig. 2, *aa. es.*). Dapprima i due rami danno sottili ramuscoli al territorio circostante, ma poi discendono indivisi e sempre separati fra di loro, finchè con pochi rami anastomotici (*r. c.*) si riuniscono alle diramazioni dorsali dell'arteria gastrica anteriore (*a. g. a.*) nella regione del cardias.

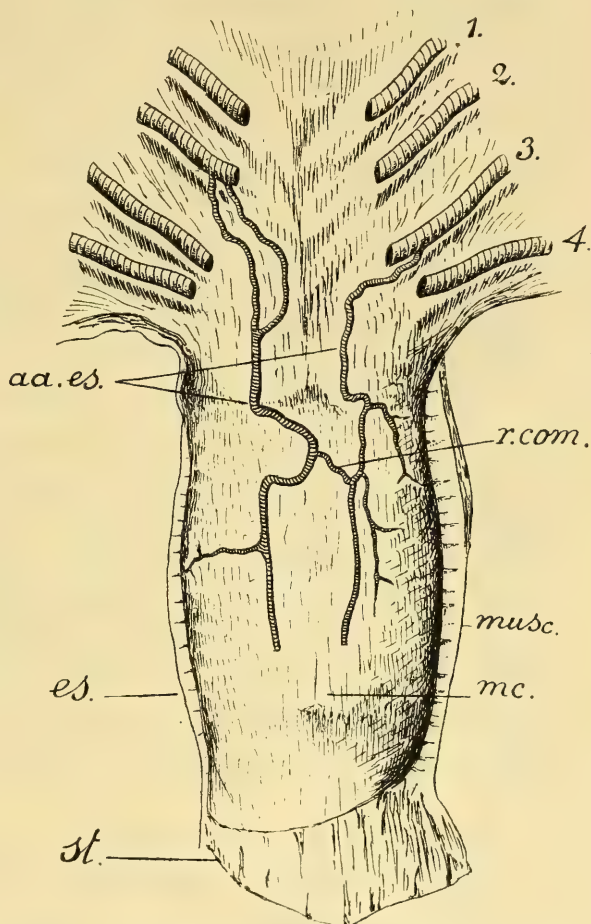


Fig. 1. *Scyllium catulus* maschio; regione faringea ed esofagea vista dal dorso. Lo strato muscolare dell'esofago è stato asportato. Gli archi arteriosi sono stati tagliati vicino alla linea mediana, da tutte e due le parti, e quindi è tolta anche l'aorta dorsale. 1. 2. 3. 4 arterie branchiali efferenti; *aa.es.* arterie esofagee superiori; *r.com.* ramo comunicante fra le due arterie; *musc.* strati muscolari dell'esofago; *mc.* strato mucoso; *es.* esofago; *st.* stomaco.

In altri casi ho visto le *aa. esofagee* superiori originarsi diversamente. Così in un esemplare maschio del solito *Scyllium catulus* le



due arterie nascono separatamente; la destra dal terzo (quinto) arco arterioso dello stesso lato, la sinistra da due tronchi fra loro vicinissimi uscenti dal secondo (quarto) arco arterioso di sinistra. Dopo breve tragitto i due vasi esofagei si riuniscono con un tronco trasverso e poi riprendono il loro corso e scendono longitudinalmente verso la regione del cardias. In questo caso, ora descritto, avendo voluto fare separatamente l'iniezione della celiaca e non essendo essa ben riuscita, non ho potuto rintracciare i tronchi riunienti con l'arteria gastrica anteriore. Ma non dubito ch'essi dovevano esservi, sia per lo sviluppo ancora notevole delle arterie esofagee al punto dove s'è arrestata l'iniezione, sia per l'analogia con quel che avevo osservato nell'esemplare precedentemente descritto.

Delle due disposizioni credo che la seconda sia la più frequente, perchè la prima l'ho constatata una sola volta; e devo aggiungere che talora le arterie esofagee superiori son così sottili fin dall'origine, e cessan d'essere visibili dopo così breve percorso, da render lecito il dubbio ch'esse possano giungere fino al cardias. Ma non devesi dimenticare che non sempre le iniezioni riescono egualmente bene e che la massa a freddo del Teichmann non ha la penetrazione della gelatina e del sevo. Infine ricordo che, per ragioni di economia, io mi servivo sempre di esemplari di piccola mole, il solo discretamente grosso da me iniettato è appunto quello che m'ha servito per le figure 1, 2, 3 e 5.

Intanto da questa seconda parte delle mie ricerche rimane assodata la seconda proposizione che dapprincipio m'ero proposto di dimostrare; cioè che le comunicazioni fra le varie parti del sistema arterioso degli Squalidi son più numerose ancora di quel che si sapeva fin qui. Infatti non solo le arterie branchiali inferiori comunicano, per mezzo delle ipobranchiali e delle coracoidee con le succlavie, ma, con le pericardiali e le cardio cardiache, comunicano anche con l'arteria celiaca. Inoltre quest'ultima può avere un'altra indiretta comunicazione con gli archi arteriosi attraverso le arterie esofagee superiori.

Quale può essere lo scopo di queste e di altre già note anastomosi fra le diverse parti del sistema arterioso? Mi pare probabile supporre ch'esse servano a rendere più facile l'equilibrio nella

pressione del sangue in tutte le più diverse parti del corpo quando essa dovesse rapidamente variare col rapido variare batimetrico di questi pesci nuotatori fortissimi e velocissimi. Tali anastomosi nel sistema arterioso compirebbero lo stesso ufficio che in quello venoso è compiuto dai numerosi e vasti seni.

## VI. Nomenclatura.

Dall'esame critico dei lavori dei miei predecessori e, in qualche caso, dalle mie stesse incertezze, il lettore avrà potuto constatare quanto sia difettosa la nomenclatura del sistema vascolare dei Selaci. Ed è difettosa perch'essa riflette l'insufficienza delle nostre conoscenze sull'argomento.

Lasciamo stare l'Hyrthl, il quale (e se ne capisce facilmente il perchè) si serve quanto più può del linguaggio dell'anatomia umana al punto di parlare di un Diaframma nei pesci; ma senza nessuna giustificazione inesatti troviamo anche autori a noi più vicini. Così il Parker ('87) chiama ipobranchiale un'arteria che dalla succlavia va all'origine delle coronarie ventrali e Parker & Davis ('99) non si peritano di chiamare epigastrica un'arteria che, stando alle loro stesse parole, è destinata ad esaurirsi nei muscoli che circondano lo spazio pericardiale. E così i nomi invece di aiutare la comprensione delle cose altro non fanno che renderla più difficile.

Per conto mio ho evitato d'introdurre qualunque nome nuovo e mi son limitato a modificare in epicoracoidea l'arteria coracoidea di Parker & Davis per precisarne il percorso. Ho adoperato, nel significato che mi pareva il più appropriato, il nome di arterie ipobranchiali per quei vasi che ventralmente alle branchie sono i collettori delle arterie proprie delle branchie. Ho evitato il nome di arteria epigastrica, non avendo trovato in *Scyllium*, come trovò l'Hyrthl in *Zygaena*, un vaso che meritasse questo nome per la sua posizione.

Mi riservo di tornare con maggior larghezza di osservazioni sulla circolazione arteriosa dei Selaci; e credo che solo dopo numerose e minuziose ricerche sarà possibile stabilire esattamente i caratteri del sistema vascolare di questi pesci. E solo allora si potrà fare

una nomenclatura razionale completa, e dopo anche, forse, tentare l'esame delle omologie.

---

### Riassunto.

1. Nella circolazione arteriosa cardiaca dello *Scyllium catulus* (= *stellare*) s'incontrano quasi tutte le variazioni che furono ritenute come caratteristiche di differenti generi di Squalidi, e che invece vanno considerate quali variazioni individuali.

2. Dal caso più semplice di due sole coronarie, una ventrale ed una dorsale, con aggiunte piccole arterie del cono, si passa gradatamente a due coronarie ventrali ed una dorsale, le prime due riunite da un tronco anastomotico oppure del tutto indipendenti una dall'altra, fino a giungere al caso di quattro coronarie, due ventrali e due dorsali, completamente sviluppate.

3. In *Scyllium*, come negli altri Squalidi, non c'è traccia della coronaria posteriore caratteristica dei Batoidei. Tuttavia esiste anche nella forma da me studiata una connessione fra le succlavie e la circolazione cardiaca; essa si compie col mezzo delle arterie epicoracoidee, che dal tronco comune d'origine delle coronarie vanno alle brachiali.

4. Altre comunicazioni indirette fra le varie parti del sistema arterioso di *Scyllium*, e finora non conosciute, sono le due seguenti: a) fra il sistema ipobranchiale-cardiaco ed i rami gastrici della celiaca, col mezzo delle arterie pericardiali e cardio-cardiache, che decorrono ventralmente all'esofago fra le tonache muscolari e la mucosa; b) fra le arterie branchiali efferenti, proprio all'origine dell'aorta dorsale, e i rami gastrici della celiaca, attraverso due arterie esofagee superiori, che decorrono dorsalmente all'esofago, fra gli strati muscolari e la mucosa.

Sassari, 25 giugno 1903.

---

## Spiegazione della Tavola I.

Tutte le figure si riferiscono allo *Scyllium catulus* (= *S. stellare*). Le figure 1 e 2 sono una volta e mezzo la grandezza naturale; le altre due volte. Le lettere qui sotto sono comuni a tutte le figure.

- |   |  |
|---|--|
| <i>a. a. c. c.</i> = arterie cardio cardiache.                                    | <i>m. c.</i> = tunica mucosa esofagea.   |
| <i>a. cel.</i> = arteria celiaca.   | <i>musc.</i> = tuniche muscolari dell'esofago.   |
| <i>a. d.</i> = aorta dorsale.   | <i>or.</i> = orecchietta.  |
| <i>a. a. eff.</i> = arterie branchiali efferenti.                                 | <i>r.</i> = tronco accessorio di comunicazione fra le due pericardiche.                                  |
| <i>a. ep. d.</i> = arteria epicoracoidea destra.                                  | <i>r. a. c.</i> = tronco anastomotico fra le due coronarie inferiori.                                    |
| <i>a. ep. s.</i> = arteria epicoracoidea sinistra.                                | <i>r. m.</i> = arteriuzza che va ai muscoli ventrali.  |
| <i>a. a. es.</i> = arterie esofagee dorsali.                                      | <i>s. a. v.</i> = solco atrio-ventricolare.  |
| <i>a. g. a.</i> = arteria gastrica anteriore.                                     | <i>st.</i> = stomaco.  |
| <i>a. ip. d.</i> = arteria ipobranhiale destra.                                   | <i>suc.</i> = arteria succlavia.   |
| <i>a. ip. s.</i> = arteria ipobranhiale sinistra.                                 | <i>Tr.</i> = Tronco comune di origine delle pericardiali e delle coronarie inferiori.                    |
| <i>a. m. a.</i> = arteria mesenterica anteriore.                                  | <i>tr.</i> = tronchi riunienti le ipobranhiali e le pericardiche, che sono la continuazione delle prime. |
| <i>a. a. per.</i> = arterie pericardiche.   | <i>*</i> = punto di comunicazione fra le due coronarie: inferiore sinistra e superiore destra.           |
| <i>a. p. d.</i> = arteria pericardica destra.                                     |  |
| <i>a. p. s.</i> = arteria pericardica sinistra.                                   |  |
| <i>a. v.</i> = aorta ventrale.  |  |
| <i>c.</i> = cono arterioso.   |  |
| <i>c. inf. d.</i> = arteria coronaria inferiore (oventrale) destra. <sup>1)</sup> |  |
| <i>c. inf. s.</i> = arteria coronaria inferiore (oventrale) sinistra.             |  |
| <i>c. s. d.</i> = arteria coronaria superiore (dorsale) destra.                   |  |
| <i>c. s. s.</i> = arteria coronaria superiore (dorsale) sinistra.                 |  |
| <i>c. subf.</i> = cartilagine subfaringea impari.                                 |  |

Fig. 1. L'esofago visto dal lato ventrale; le tuniche muscolari sono asportate, il cuore è rialzato e portato all'innanzi, così che si scorge solo l'orecchietta e la porzione dorsale del cono arterioso. Le due arterie pericardiali (continuazione delle ipobranhiali) si approfondano nella cartilagine subfaringea e decorrono sul

<sup>1)</sup> Equivalente ad: *a. c. a.* = arteria del cono arterioso.



lato dorsale di quest'ultima (porzione segnata con linee tratteggiate). Poi camminano fra la tunica mucosa e la muscolare dell'esofago e dopo formato un plesso scendono verso il cardias per anastomozzarsi con rami dell'arteria gastrica anteriore.

Fig. 2. Lo stesso esofago visto dal lato dorsale; tuniche muscolari asportate. Il tronco comune alle due prime paia di arterie efferenti (origine dell'aorta dorsale) è ripiegato in alto e in avanti, trattenuto da una pinza del Pean. Il terzo e quarto arco arterioso sono tagliati sul lato sinistro e ripiegati a destra, dove si vede l'aorta dorsale con l'origine della succlavia destra e, poco più in basso, dell'arteria celiaca. Da quest'ultima, in corrispondenza del cardias, si stacca l'arteria gastrica anteriore.

Il tronco comune d'origine delle arterie esofagee dorsali si stacca dal tronco d'origine dell'aorta dorsale, decorre longitudinalmente in basso, ventralmente ad essa, e poi si dicotomizza per dare le due arterie esofagee. Quella di destra è rotta, quella di sinistra si continua per anastomozzarsi con rami dell'arteria gastrica anteriore. (Vedi nel testo la fig. 1 a pag. 15 per un altro modo di originarsi delle arterie esofagee dorsali.)

Fig. 3. Ventricolo e cono arterioso dal lato ventrale; esemplare femmina.

Fig. 4. Altro cuore dal lato ventrale, esemplare maschio.

Fig. 5. Lo stesso della fig. 3 dal lato dorsale.

Fig. 6. Altro cuore dal lato ventrale, ma visto dal lato destro, esemplare femmina.

Fig. 7. Lo stesso della fig. 3 dal lato dorsale.

Fig. 8. Altro cuore, dal lato ventrale. Esemplare maschio.

Fig. 9. Lo stesso visto dal lato dorsale.



# **Eine Methode der nachträglichen Färbung mit Bleu de Lyon und Pikrinsäure.**

Von

**Dr. Skrobansky,**

Stabsarzt an der Militär-medizinischen Akademie zu St. Petersburg.

---

Auf die gute Verwendbarkeit des Bleu de Lyon zur Nachfärbung ist schon mehrere Male hingewiesen worden.

Bei seinen Untersuchungen über die Entwicklung der Gehörknöchelchen (Arch. f. mikr. Anat. Bd. 40) gebrauchte Baumgarten zur Nachfärbung der mit Boraxkarmin durchgefärbten Objekte Bleu de Lyon. Er brachte die Objektträger mit den Schnitten für etwa 12 Stunden in eine alkoholische Lösung von Bleu de Lyon (2 : 1000 Alkohol absolut), entfärbte dann 6 Stunden und deckte in Canadabalsam ein.

Auch Dr. Tonkoff (Arch. f. mikr. Anat. Bd. 56) benützte das Bleu de Lyon in folgender Weise: entweder setzte er zu einer Lösung von Bleu de Lyon in 96% Alkohol einige Tropfen Jodtinktur, oder er beizte seine Schnitte für kurze Zeit in einer schwachen Lösung von Jod in 96% Alkohol und übertrug sie dann in gewöhnliche Bleu de Lyon-Lösung.

Bei dieser Art der Behandlung färben sich nach ihm die Präparate schon in einigen Minuten, während dazu ohne Jodzusatz mehrere Stunden oder gar Tage erforderlich sind und bei sehr jungen Embryonen auch noch andere Schwierigkeiten hinzukommen.

Ich selbst verfuhr bei der Nachfärbung mit Bleu de Lyon so:

Die Objektträger mit den in Boraxkarmin gut gefärbten Schnitten kommen aus destilliertem Wasser in folgende Mischung:

50 Teile destilliertes Wasser,

2 „ gesättigte alkoholische (95%) Lösung von Bleu de Lyon,

5 „ gesättigte, wässrige Pikrinsäurelösung.

In derselben bleiben die Schnitte 2—3 Minuten und werden dann in 70<sup>o</sup>/<sub>o</sub>, 80<sup>o</sup>/<sub>o</sub>, 90<sup>o</sup>/<sub>o</sub> und absoluten Alkohol übertragen, in Xylol aufgehellt und in Canadabalsam eingeschlossen. Ich habe auf diese Weise Organe behandelt, die in den verschiedensten Flüssigkeiten, Alkohol, Chromessigsäure, Sublimat, Zenker's Flüssigkeit u. a. fixiert waren; ich habe ganz junge frisch fixierte Embryonen und Organe, die erst nach längerer Zeit der Leiche entnommen waren, gefärbt, stets habe ich ein deutlich und scharf differenziertes mehrfarbiges Bild erhalten.

In gut gefärbten Präparaten des Wolff'schen Körpers finden wir die Farben rot, grün, gelb, blau und verschiedene Mischöne. Die Methode ist einfach und schnell, das ganze Verfahren dauert nicht länger als 7—10 Minuten und ist deswegen sehr zu empfehlen für Serienschritte, wo es sich um eine grosse Zahl von Präparaten handelt.

Ich gebrauchte diese Methode zuerst bei meinen Arbeiten im anatomischen Institut zu Freiburg, und es ist mir eine angenehme Pflicht, an dieser Stelle Herrn Geheimrat Prof. Dr. Wiedersheim, der mir gestattete, in seinem Institut zu arbeiten, meinen besten Dank auszusprechen. Nicht minder drängt es mich, Herrn Professor Keibel innigst zu danken, der mir manchen wertvollen Ratschlag gab, mir stets lebenswürdig und bereitwillig zur Hand ging. Vor allem verdanke ich ihm auch das vorzüglich fixierte und so seltene Material von den jüngsten Entwicklungsstadien des Schweines, das ich zu meiner Arbeit benutzte.



# Beiträge zur mikroskopischen Anatomie der Cetaceen.

Von

**Bernhard Rawitz.**

---

(Mit 3 Figuren im Text.)

---

## III. Die Papilla nervi optici von *Phocaena communis* Cuv.

Beim Eröffnen des frischen Bulbus oculi (ich habe die Organe von drei Tieren untersucht) fällt nach Entfernung des Glaskörpers sofort auf, dass die Eintrittsstelle des Opticus eine tiefdunkle Pigmentierung besitzt.<sup>1)</sup> Es ergibt sich daraus eine Differenz, welche dieser von mir untersuchte Repräsentant der Odontoceten gegen die Augen der mir bekannten Mystacoceten aufweist: bei *Balaenoptera musculus*, *borealis* und *rostrata* sowie bei *Megaptera boops* habe ich stets eine pigmentfreie Papilla nervi optici gefunden. Die Pigmentierung stellt sich als ein kreisrunder Fleck dar, welcher die Mitte des Opticus-eintrittes einnimmt. Auf einem Durchschnitte durch konserviertes Material (Fig. 1) sieht man, dass der Pigmentfleck vom innersten Kontur der Papilla optica sich noch ein Stück in den Sehnerven hineinerstreckt, also nicht etwa eine oberflächliche Auflagerung bildet. Und zwar reicht er so weit einwärts, dass sein innerstes Ende ungefähr in der gleichen Linie mit dem vorderen Rande der Sclera gelegen ist (Fig. 1, *a*). In der Mitte dieses Pigmentfleckes findet sich ein feines, bei Betrachtung mit blossem Auge härchenartig aussehendes und dunkel pigmentiertes Gebilde — in dem Präparate, von dem Fig. 1

---

<sup>1)</sup> Die Untersuchungen zu dieser Arbeit wurden im physiologischen Institut der Berliner tierärztlichen Hochschule (Geheimrat Prof. H. Munk) angestellt.



stammt, war das Gebilde leider durch eine Unvorsichtigkeit beim Herausnehmen aus dem Alkohol abgerissen —, das ziemlich weit in den Glaskörper hineinragt.

Der Opticus ist von seinem Eintritte in die Orbita ab von einem sich schwammig anführenden und in frischem Zustande sehr blutreichen Gewebe umgeben (Fig. 1, *sp*), das ihm ziemlich fest anhaftet. Bei seinem Durchtritte durch die Sclera erscheint er leicht eingeschnürt (Fig. 1), indem sich ein besonderer Pigmentmantel um ihn herumlegt

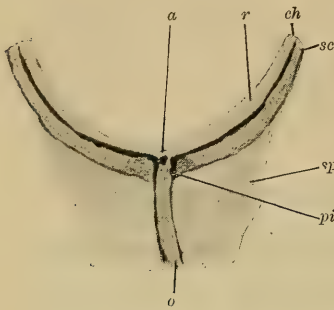


Fig. 1.

Hinterer Bulbus-Abschnitt;  
natürl. Grösse.

*o* = Opticus; *a* = Pigment-  
fleck; *r* = Retina; *ch* = Chori-  
oidea; *sc* = Sclera; *sp* =  
Schutzpolster; *pi* = Pigment-  
mantel. (Das härchenartige Ge-  
bilde ist abgerissen.)

und sich dabei leicht nach innen gegen den Nerven wölbt (Fig. 1, *pi*). Übrigens, das sei gleich hier bemerkt, ist unter dem Mikroskop diese Einengung nicht wahrnehmbar (Fig. 2).

Das Hauptinteresse beanspruchen der Pigmentfleck im Opticus und das damit zusammenhängende härchenartige Gebilde. Letzteres hat, im konservierten Materiale, eine Länge von 2,1 mm, ist schmal und sehr dünn, so dass es nur in zwei mikroskopischen Schnitten ( $15\mu$  Dicke) vorhanden ist. Von der in der Mitte trichterförmig vertieften Papille (Fig. 3) erhebt sich dies Gebilde. Es ist an seiner Basis entweder, wie in einem Falle (Fig. 2, *a*),

leicht kolbig aufgetrieben oder erscheint, wie in einem zweiten Falle (Fig. 3, *a*), mässig eingeschnürt. Bei letzterem Verhalten schwillt es bald spindelförmig an, um dann stets fadenförmig zu werden. Diese letztere Beschaffenheit nimmt etwa zwei Drittel der Gesamtlänge in Anspruch, während der Rest auf den spindelförmigen Abschnitt entfällt.

Der Grundbestandteil des härchenartigen Gebildes ist ein lockeres, sehr weiches Bindegewebe, dessen Fibrillen im basalen Drittel eine geradezu lockenartige Anordnung zeigen, während sie in den beiden übrigen Dritteln einen mehr gestreckten Verlauf und daher ein strafferes Aussehen haben. Das ganze Gewebe ist in der basalen Hälfte überaus reich an sehr kleinen ovalen Kernen, in der distalen

ist es dagegen kernarm (Fig. 3, *a*). In dem lockigen Bindegewebe sind sehr viele Kapillaren vorhanden, in denen man in ungleicher Verteilung Erythrocyten antrifft, die, gleich den Erythrocyten der übrigen Cetaceen, nur eine sehr geringe Grösse besitzen. Woher die Kapillaren in dieses Gebilde kommen, bez. mit welchen Blutgefässen des Auges sie zusammenhängen, konnte ich an meinen Präparaten nicht feststellen.<sup>1)</sup>

Einen weiteren Bestandteil des fraglichen Gebildes stellen Pigmentzellen dar, deren Anwesenheit die schwärzliche Färbung des Ganzen



Fig. 2.

Opticuseintritt; gez. bei zirka zehnfacher Vergr., reduziert auf  $\frac{2}{3}$ .

*o* = Opticus; *a* = hürchenartiges Gebilde; *r* = Retina; *ch* = Chorioidea; *sc* = Sclera; *p* = Pigment; *g, g¹* = Blutgefässe; *sp* = Schutzpolster.

bedingt. Von der Opticuspapille ab bis zur Grenze zwischen dem basalen und mittleren Drittel finden sie sich in beträchtlicher Menge, um von da ab sehr schnell zu schwinden (Fig. 3, *a*). Das Pigment ist körnig, von tief dunkelbrauner fast schwarzer Farbe, erfüllt den Zelleib sehr dicht und lässt, wie Fig. 3 deutlich zeigt, nur die Stelle der Kerne frei, welche daher als helle, schon bei schwacher Vergrößerung wahrnehmbare Flecken von meist kreisrunder Gestalt erscheinen. Dies Verhalten erinnert an die allgemein bekannte gleiche

<sup>1)</sup> Bei der gewählten Vergrößerung der Fig. 3 konnte das oben geschilderte Detail nicht mit abgebildet werden

Erscheinung beim retinalen Pigmentepithel der Säuger. Die Gestalt der Zellen ist im allgemeinen eine spindelige; der längste Durchmesser ist dabei in der Längsachse des härchenartigen Gebildes gelegen. Daneben kommen aber auch in nicht unbeträchtlicher Menge sternförmige oder richtiger, verästigte Zellen vor. Es erscheint mir zweifelhaft, ob wir es hier mit zwei verschiedenen Zellformen oder nicht vielmehr mit einer einzigen in zwei verschiedenen Aktivitätsstadien zu tun haben. Der Zusammenhang der beiden Zellformen, der spindeligen und der verästigten, würde dann so zu denken sein, dass die ersteren eine Art Ruhestadium andeuteten, wo also die Fortsätze der letzteren, wenn auch nicht eingezogen, so doch durch Wanderung des Pigments ins Zellinnere pigmentfrei geworden wären. Ähnliches ist ja wiederum von dem retinalen Pigmentepithel bekannt. Auf das Zutreffende dieser Deutung scheint auch der Umstand hinzuweisen, dass die spindeligen Pigmentzellen etwas dunkler aussehen, als die verästigten.

Wir haben es hier also mit einem Gebilde zu tun, das, wenn man eine oberflächliche Analogie anerkennen will, in gewissem Grade an das Pecten im Vogelauge erinnert. Wie sehr es von letzterem verschieden ist, brauche ich nicht erst hervorzuheben. Wahrscheinlich handelt es sich um ein Rudiment, das irgendwie in Beziehungen zur Arteria hyaloidea steht. Darauf deutet die Lage in der Mitte der Papilla nervi optici hin, darauf scheinen auch die zahlreichen Pigmentzellen hinzuweisen. Dass in diesem Rudiment Kapillaren vorkommen, spricht ebenfalls für diese Annahme, und der Umstand, dass die Kapillaren sich nur im basalen Drittel finden, spricht wenigstens nicht dagegen.

Gebilde wie das hier beschriebene sind anscheinend nicht häufig bei Säugern. In einer kürzlich erschienenen, sehr wertvollen Monographie von G. L. Johnson<sup>1)</sup>, in die ich dank dem liebenswürdigen Entgegenkommen des Herrn Geheimrat Prof. F. E. Schulze Einsicht nehmen konnte, sind nur bei *Alactaga indica* und bei den *Dasyproctidae*

<sup>1)</sup> G. L. Johnson: Contributions to the comparative anatomy of the mammalian eye, chiefly based on ophthalmoscopic examinations. In: Philosophical transactions of the royal society of London. B. Vol. 194.

ähnliche Erscheinungen beobachtet worden. Bei beiden Tiergruppen findet sich nach Johnsons Angaben im Zentrum der Papille des Opticus ein wenig ausgedehnter Pigmentfleck, von dem in den Glaskörper ein



Fig. 3.

Opticuspapille; gez. bei zirka 70facher Vergr., reduziert auf  $\frac{2}{3}$ .

*a* = härchenartiges Gebilde; *p* = Papill pigment; *s* = Opticusscheide; *o* = Opticus;  
*o*<sup>1</sup> = Nervenfaserschicht.

„pigmented body“ hineinhängt, welch letzteren Johnson mit dem Pecten im Vogelaugen analogisiert. Bei anderen Tiergruppen kommen Fortsätze der Arteria hyaloidea vor, die zwar in den Glaskörper hineinhängen, aber pigmentlos sind. Die Pigmentierung ist aber gerade



das Charakteristische der hier von *Phocaena* und der durch Johnson bei den erwähnten Gruppen beschriebenen Gebilde. Johnsons Arbeit ist, wie auch ihr Titel angibt, auf die ophthalmoskopische Untersuchung aufgebaut und hat, dank dieser in der Biologie bisher noch nicht verwandten Methode, sehr wertvolle und in jeder Beziehung anregende Resultate zu Tage gefördert. Aber zugleich hat sich auch gezeigt, wo die Grenzen für die Leistungsfähigkeit dieser Methode sind. Bei *Phocaena communis* hat Johnson das von mir hier beschriebene Gebilde nicht wahrgenommen. Allerdings stand ihm nur ein totes Tier zur Verfügung; die Ophthalmoskopie, die über das lebende Auge wertvolle Aufschlüsse gibt, versagt also, was a priori zu erwarten war, am toten. Vielleicht ist an dem Übersehen auch die Kleinheit des härchenartigen Gebildes schuld, denn die von Johnson beschriebenen sind bedeutend voluminöser.

Die Pigmentierung der Papille, deren Tiefenausdehnung bereits erwähnt wurde (Fig. 1), steht in ununterbrochenem Zusammenhange mit der des härchenartigen Gebildes (Fig. 3, *p*). Die Pigmentzellen, die genau das gleiche Verhalten wie die vorhin beschriebenen zeigen, liegen am innersten Rande der Papille sehr dicht. Sie erstrecken sich in abnehmender Zahl seitlich ein wenig auf die Nervenfaserschicht der Retina und sind verstreut auch in der an die Retina angrenzenden Partie des Opticusstammes vorhanden (Fig. 3, *o*). Die Anwesenheit dieses Pigments bedingt die schwarze Färbung der Papille.

Johnson hat eine grössere Anzahl von Spezies angeführt, bei denen pigmentierte Opticuspapillen vorkommen. Er nennt: *Cynictis penicillata*, *Cervus porcinus*, *Camelus bactrianus*, *Tragulus javanicus*, *Alactaga indica* und die Dasyproctiden. Dazu kommt noch *Phocaena communis*, so dass also eine Pigmentierung der Papilla optica sich bei den verschiedensten, sehr weit auseinanderstehenden Formen findet. Man kann fast sagen: es liegt in dem Vorkommen der Pigmentierung gar kein Prinzip. Indessen: wir wissen zur Zeit noch nichts über den funktionell zureichenden Grund dieser Erscheinung, so dass wir auch gar keine Möglichkeit haben zu verstehen, warum bei Odontoceten, Ruminantiern und Rodentiern, und auch hier wiederum nur bei einzelnen

Spezies, derartige von der Norm abweichende Bildungen auftreten. Anormal ist die Pigmentierung der Opticuspapille, als pathologisch ist sie aber wohl kaum anzusehen.

Die Pigmentierung beschränkt sich aber nicht auf die Papille, sondern greift in eigenartiger Weise auf die Nachbarschaft über. Es geht eine Pigmentfortsetzung von der Papille durch die Nervenfaserschicht hindurch zur Chorioidea (Fig. 2, *p* und *ch*, auf der rechten Seite der Figur). Sie ist zuerst ein schmaler, von nur wenigen Pigmentzellen gebildeter Streifen, der allmählich breiter werdend sich schliesslich in die Chorioidea verliert. Die Chorioidalpigmentierung wird beiderseits vom Opticuseintritt ungemein breit (Fig. 2, *p. p*) und senkt sich zwischen Sclera, Opticus und dem eingangs erwähnten schwammigen Gewebe ein, wodurch sie hier einen breiten, die Opticusscheide erfüllenden Pigmentmantel bildet, dessen charakteristische zellige Elemente noch ein gut Stück in die Substanz der Sclera eindringen (Fig. 2). Und gleichzeitig steigen bogenförmig zwei brückenartige Fortsetzungen des Pigments der Papille zwischen den Opticusfasern hindurch zu dem eben erwähnten Pigmentmantel (Fig. 2, *p*). So ist eine Verteilung des Pigments geschaffen, die ganz eigenartig ist und für die, so viel ich weiss, bei den übrigen Säugern gar kein Analogon bekannt ist. Vielleicht würde die mikroskopische Untersuchung der pigmentierten Papillen, deren Existenz wir durch Johnson erfahren haben, ähnliche Befunde zu Tage fördern.

Der Opticus ist von einer aus zahlreichen Blättern bestehenden bindegewebigen Scheide umgeben, an der zwei Schichten unterschieden werden können. Die innere straffe Schicht liegt dem Nerven fest an, die äussere ist locker, besteht aus zahlreichen, longitudinal zum Opticus verlaufenden Bindegewebsblättern. Im Nerven selber werden durch longitudinal gerichtete bindegewebige Septa zahlreiche Bündel hergestellt (Fig. 2, *o*). Der Vollständigkeit halber sei noch erwähnt, dass zwischen den Opticusfasern ausserordentlich viele kleine Kerne vorkommen.

Das den Opticus umgebende, schwammig sich anfühlende Gewebe ist ein sehr elastisches Bindegewebe. Es enthält ausserordentlich zahlreiche venöse Blutgefässe verschiedensten Kalibers, die im Schnitt

teils blutleer (Fig. 2, *g*) teils blutgefüllt (Fig. 2, *g*<sup>1</sup>) erscheinen. Es erlangt dadurch den Charakter eines Schwellgewebes. Seine funktionelle Bedeutung besteht offenbar darin, den Opticus, wenn das Tier in grosse Meerestiefen hinabgeht, wobei wahrscheinlich das Blut in die Gefässe getrieben wird, vor einem Komprimiertwerden zu schützen. Es ist also ein Schutzpolster des Opticus.

Berlin, Mai 1904.



(Istituto di anatomia umana Modena, Dirett. G. Sperino.)

---

## **L'occhio parietale dei sauri Lacertiliani e altri organi della volta talamencefalica.**

Per

**R. Balli.**

*Tesi di Laurea in Medicina, discussa e approvata da P. Bertacchini.*

---

(Con 20 Figg.)

---

### **A r g o m e n t o.**

Fra gli organi che prendono origine dalla volta del talamencephalon o che con essa stanno in rapporto ve n'ha uno che più degli altri ha attirata l'attenzione per la sua singolare struttura e per la sua grande rassomiglianza con un organo di senso superiore; ciò malgrado, la sua natura è tuttora molto problematica ed è oggetto di vive discussioni. -- Questo organo è il così detto — occhio parietale — che nei Sauri è istologicamente differenziato nel modo più perfetto, ma che con qualche variante morfologica si presenta anche in qualche altro gruppo di vertebrati. Per consiglio e sotto la direzione del Dr. P. Bertacchini — Libero docente di Istologia normale e 1° Assistente in questo Istituto Anatomico, e servendomi in gran parte di materiale da Lui appositamente raccolto — mi sono occupato di qualcuno dei problemi che riguardano la derivazione embriologica, la struttura e il probabile significato dell'organo suddetto. — Volendo però ora presentare il risultato delle mie ricerche come Tesi di Laurea in Medicina, non posso comunicare altro che quello che ho riscontrato negli embrioni piuttosto inoltrati e negli adulti dei Sauri lacertiliani della nostra provincia e questo perchè il breve tempo trascorso dall'inizio delle ricerche non mi ha permesso di completare la serie degli embrioni. — Mi riprometto di



continuare questo studio in modo da poter precisare anche ciò che riguarda la prima origine del gruppo di organi appartenente alla volta del terzo ventricolo. — Malgrado però voglia ora limitare la mia comunicazione alla struttura dell'occhio parietale delle Lucertole nostrali, questo organo ha tali intimi rapporti cogli altri organi talamencefalici, specialmente colla epifisi e colla parafisi, la sua struttura è così intimamente connessa colla sua ipotetica funzione, ed esso infine presenta tali analogie anche in altre classi di vertebrati, che non potrò esimermi completamente dall'entrare anche nella trattazione di tutto il complesso di organi che derivano dal tetto del talamencefalo nei diversi vertebrati e dal dire qualche cosa dei problemi che riguardano la loro genesi, struttura e funzione; specialmente sarò costretto a far ciò nel riferire sullo stato attuale delle nostre cognizioni in proposito, cercando tuttavia di attenermi il più strettamente possibile all'occhio parietale.

Come è noto, essendo stato dimostrato dalle ricerche di molti Autori dei quali dirò più avanti, il tetto del talamencefalo ha un piano fondamentale di struttura costante, salvo qualche variante acquisita nella filogenesi, in tutte le classi dei vertebrati.

Partendo dal mesencefalo l'ordine con cui si susseguono, con direzione cefalica, gli organi in discorso è il seguente:

1° *La commissura posteriore.* Commissura posterior, Post-commissura.

2° *Il tratto intermedio.* Pars intercalaris (Burckhardt 1892); Pineal recess (Sorensen 1893); Schalthirn Diencephalon (Kupfer 1893).

3° *Il tubo epifisario e epifisi.* Zirbelstiel und Zirbel; Glandula pinealis: *Organo parietale.* Stirndrüse (Stieda 1865); Corpus epitheliale (De Graaf 1886); Organo di Leydig, occhio pineale, occhio parietale, terzo occhio.

4° *La commissura superiore.* Commissura superior, Supra-commissura, Commissura habenularis (Edinger 1897).

5° *Il cuscino dell'epifisi.* Zirbelpolster (Edinger e Burckhardt); Vesicle of the Talamencephalon (Balfour e Parker 1882); Dorsal sack (Goronowitsch, Humprey 1894, Wilder 1896, Kingsbury 1897); Mittlere epiphyse (His 1892); Post paraphysis (Sorensen 1894, Herrick 1893); Post-velar arch (Minot 1902).

6° *Il velo.* Velum, Velum transversum (Sorensen).

7° *La parafisi.* Adergeflechtknoten (Goette 1873); Conarium (Burckhardt), Stirnorgan (Selenka 1890); Anterior epiphysis (Leydig), Praeparaphysis (Sorensen, Herrick); Paraphysal arch (Minot).

Ora per alcune di queste formazioni, quali le due commissure, il tratto intermedio ed il velo, sembrerebbe che le idee fossero oggigiorno abbastanza sicure, sebbene dalle nostre osservazioni risulti anche a proposito di queste qualche divergenza; sono invece ancora oggetto di vive discussioni la epifisi, la post-parafisi, la parafisi e l'occhio parietale.

In modo special la questione resta aperta sul significato morfologico di questi organi e sulla derivazione dell'occhio parietale. Più precisamente si tratta di sapere se l'occhio parietale derivi dalla parafisi o dall'epifisi o abbia un'origine indipendente. — Tutte tre queste opinioni sono state sostenute. — Riguardo al significato fisiologico si vuol sapere se l'occhio parietale nell'embrione o nell'adulto abbia un nervo che lo connetta col cervello. Ammesso ciò resta da investigare quale sia la sua funzione, come pure si desidererebbe sapere quale possa essere la sua funzione nel caso ancora che non sia collegato mercè fibre nervose direttamente coll'encefalo.

Per risolvere tali questioni si hanno come sussidi, la struttura istologica, la derivazione ontogenetica e la comparazione filogenetica.

Vediamo, prima di esporre i risultati delle nostre ricerche, quale lume gettino su questi problemi le osservazioni degli autori che ci hanno preceduto.

Stieda [62] scopre nel 1865 la *glandula frontale* nei Batraci; Leydig [45] nel '68 annovera questo corpicciuolo, perchè provvisto di nervi, fra gli organi del VI° senso e proseguendo le ricerche sulla Lacerta e sull'Anguis fragilis scopre in questi una *vescicola oculiforme* in corrispondenza del *foramen parietale* e la ritiene omologa alla glandula frontale dei Batraci; è questo il primo cenno *dell'occhio parietale*. — Goette [27] nel '75 afferma che nei Batraci (Bombinator) la *glandula frontale* deriva ontogeneticamente dalla porzione distale dell'epifisi, che resta fuori del cranio; secondo Lui l'epifisi si sviluppa in corrispondenza del neuroporo anteriore. — Per Ehlers [19] l'organo frontale deriva dalla pia meninge e per Wiedersheim esso è, sebbene

di derivazione epiteliale, connesso coll'epifisi solo merce un cordone connettivale. — Rabl-Rückhardt [55] trova che l'epifisi si sviluppa come le vescicole ottiche laterali e ritiene l'organo parietale che da essa deriva come un organo sensitivo impari.

Ahlborn [1], ammettendo lo stesso processo ontogenetico, conclude che l'organo parietale dei Rettili è un occhio impari rudimentale. — Straahl [65] lo interpreta invece come un organo di senso termico. — Korschelt [62] nell' 86 afferma che la *glandula pineale* degli Ucelli e dei Mammiferi corrisponde all'organo parietale dei Rettili e che questo ha avuto anticamente, quando era meglio sviluppato, funzioni visive che ora sono ridotte alla semplice percezione della luce e dell'oscurità. — Sostiene quest'ipotesi il fatto che Owsjannikow [52] e Gaupp [30] hanno dimostrato che in quelle speci di Rettili (Sauri) che conducono vita notturna l'organo parietale manca, mentre nei diurni è assai sviluppato. — De Graaf [14] e Spencer [68] dimostrano che non solo l'organo parietale dei Sauri e la *glandula frontale* degli Anfibi si sviluppano come gli occhi laterali, ma che anche dal punto di vista istologico rassomigliano molto, nel piano fondamentale, a questi ultimi.

Nel frattempo, essendo che da molti anni si era notato che il cranio di molti Anfibi e Sauri fossili presenta un enorme foro parietale, Scheffel sostenne che in queste speci anche l'organo parietale doveva essere molto sviluppato e servire come organo di senso termico „gli antenati delle nostre lucertole, egli dice, erano così avvisati del troppo intenso calore quando si sdraiavano in pigro riposo sulle rive o sui banchi del mare liasico“!

Risulta dalle, riferite ricerche, nonchè da quelle di Van Wyhe [70] di Straahl [65], di Scott [58] nelle Lamprede; di Hoffmann [36] in alcuni Rettili; di Straahl e Martin [66] nell'*Anguis fragilis* e *Lacerta vidip.*; di Beard [3 e 4] nei pesci e nei ciclostomi; di Selenka [59] di Ritter [56] nelle Lacerte americane; di Klinkowström [41] nell'*Iguana tub.*; di Legge [44] e di Staderini [66] nel *Gongylus etc.*, che l'organo parietale è connesso geneticamente colla *glandula pineale*.

Si discostano da quest'opinione Francotte [22] e Leydig [47]. Questi ammettono che in *Lacerta*, *Anguis* e *Seps* si riscontrano due tipi organogenetici. — Nel 1° tipo, nascono dalla volta del talamencefalo

due distinte vescicole nel piano mediano; l'anteriore, più sviluppata, dà origine all'organo parietale privo, nell'adulto, di nervi che lo connettano coll' encefalo; la posteriore diventa la glandula pineale; nel 2° tipo l'organo parietale deriva dall'estremità rigonfia della glandula pineale tubuliforme. In quest'ultimo caso manca la rassomiglianza con un occhio; vi appartengono: le Razze e i Pesciani fra i Pesci; il *Cyclodus* e forse anche il *Chamaeleo* fra i Rettili. — Selenka [59] nelle sue ricerche in diversi Vertebrati nega l'esistenza di questi due tipi. — Secondo Hill [33] in *Coregonus alb.* nascono pure due vescicole mediane talamencefaliche, ma l'anteriore si atrofizza e la posteriore forma l'epifisi. — Locy [49] osservò nei Selaci che l'epifisi si sviluppa da due abbozzi vescicolari che poi si fondono in uno solo. — Hill [39] affermò poscia che l'abbozzo epifisario ant. dei Teleostei e dell'*Amia* è omologo all'organo parietale e il posteriore all' epifisi dei Lacertidi. — Béraneck [5] prima ammette nei Lacertidi l'origine epifisaria dell'organo parietale, poi in un successivo lavoro [6] sostiene che quest'organo e l'epifisi si sviluppano da due abbozzi distinti e che se questi nell'embrione sembrano costituirne uno solo, ciò dipende dalla loro fusione filogenetica dovuta al progressivo e grande accorciamento del talamencefalo. L'organo parietale è poi provvisto di un nervo che nulla ha a che fare coll'epifisi e deriva separatamente dal tetto del talamencefalo.

Per Francotte [29] in *Lacerta vir.* e *Anguis fragilis* si hanno due modi, per vero dire poco diversi, di formazione dell'epifisi e dell'o. p. (organo parietale); nell'uno nasce prima dal tetto talamencefalico una grossa vescicola anteriore poi dopo una vescicola più piccola posteriore; nell'altro la comparsa cronologica è invertita; in entrambi i casi la vescic. ant. forma l'o. p.; la post. l'epifisi.

Riguardo all'innervazione dell'o. p. Spencer [68] trovò nei Lacertidi un nervo che nato dal peduncolo dell'epifisi va biforcandosi al polo profondo dell'o. p. — Leydig [46] nega qualsiasi nervo all'o. p. — Per Ritter [56] questa mancanza non è che un fatto involutivo che avviene nell'ontogenesi delle speci attuali e tradisce una perdita avvenuta nella filogenesi. — Per Holt [38] nei Teleostei vi ha un nervo per l'o. p. e uno per l'epifisi che entrambi nascono dall'epifisi. — Secondo Eycleshymer



e Davis [21] l'o. p. ha un nervo che nasce dal tetto talamencefalico. — Per Braem e Gaupp [9] l'organo frontale degli Anfibî anuri ha un nervo omologo al supposto nervo parietale dei Sauriani. — Staderini [62] afferma che il nervo che va all'o. p. esiste non solo nella vita embrionale, ma anche nell'individuo a perfetto sviluppo. — Per Grieb [73], infine, nei Lacertidi (*Podarcis mur.*), dal tetto del talamencefalo si forma da prima una vescicola unica che poi per un solco trasversale si divide in un'anteriore più grande da cui si sviluppa l'o. p. e una posteriore più piccola che forma l'epifisi. — Dall'o. p. nasce un nervo parietale che si collega col tetto talamencefalico, il quale poi durante lo *sviluppo extraovulare* degenera e scompare.

Come si vede le questioni del rapporto genetico fra o. p. e glandula pineale e quella dell'innervazione dell'o. p. non sono ancora risolte, tanto che alcuni ammettendo l'assoluta indipendenza dell'o. p. dall'epifisi e considerando che quest'ultima ha nei Ciclostomi una struttura oculiforme, parlano di essa come di un 4° occhio impari.

Vediamo ora qualche cosa della storia della parafisi, altro importante organo talamencefalico che da noi è stato studiato.

Hoffmann [36] e De Graaf [14] la scoprirono rispettivamente nella *Lacerta ag.* e nel *Triton cris.*

Selenka [59] ne descrisse lo sviluppo in molti Sauri Lacertiliani nei quali al davanti dell'abbozzo epifisario anteriore si origina un' estroflessione prosencefalica che egli chiama Stirnorgan; in seguito la parafisi cresce all'indietro, l'epifisi all'avanti in modo tale che l'organo parietale che origina dall'estremità libera dell'epifisi si adagia sulla parafisi come su un cuscino. — Secondo Béraneck [5] D'Erchia [13] e Selenka [59] la parafisi origina dal prosencefalo; secondo His [35] dal talamencefalo; secondo Galeotti [25] dal limite fra talamencefalo e prosencefalo. — Per Burckhardt [11] essa è la parte superiore del plesso del 3° ventricolo; per Hill [34] una porzione del tetto talamencefalico circuita dal plesso coroideo.

Per Selenka e Francotte [24] la parafisi è un organo di senso rudimentale; per Minot [51] un organo glandulare.

### Cenni sull'organo parietale dei Rettili.

Gaupp nel suo interessante lavoro: *Zirbel, Parietalorgan und Paraphysis*, divide i rettili in quattro gruppi.

- 1° Sauri con organo parietale a forma d'occhio;
- 2° Sauri con organo parietale non simile ad occhio;
- 3° Sauri senza organo parietale;
- 4° Altri Rettili, oltre ai Sauri.

I Serpenti il cui organo parietale fu in special modo ricercato da Hanitsch [31], Leydig [*L. c.*], Sorensen [60 e 61]; i Cheloni studiati da Stieda [63], Rabl-Rückhardt [55], Humphrey [39], Sorensen [61]; i crocodilia da Sorensen [61] e Rabl-Rückhardt, fanno parte dell'ultima categoria.

Fra i Sauri *senza organo* parietale, Spencer [*L. c.*] annovera il Geko e l'Ameiva, Klinckowström il Tejus teguixim affine all'Ameiva, Leydig il *Platydictylus*.

Spencer mette nella seconda categoria, nei Sauri cioè con organo parietale non simile ad occhio l'organo parietale del *Cyclodus*, del *Chaemeleo*, del *Draco*, del *Lyriocephalus* e della *Ceratophora*.

I dati però che ci fornisce Spencer sono molto incerti; anzi Owsjannikow [52] nel *Chamaeleo* sembra avere ormai dimostrato la „struttura oculare“ dell'organo in questione.

Vanno ascritti, come ho detto, *alla prima categoria* i Sauri con organo parietale simile ad un occhio, che sono quasi tutti Lacertiliani; l'Hatteria però ha una posizione zoologica incerta.

Spencer che ha studiato dettagliatamente la costituzione istologica dell'epifisi in 29 specie di Rettili, nell'Hatteria, dopo aver affermato che essa nasce dal terzo ventricolo e che la sua porzione distale costituisce l'o. p. che si isola per strozzamento, dà di quest'ultimo una sottile descrizione che credo opportuno riassumere brevemente. — Secondo questo autore la porzione retinica dell' o. p. sarebbe formata, procedendo dall' interno all'esterno, da:

- 1° Uno strato interno che ritiene formato da liquido coagulato contenuto nell'organo stesso;
- 2° Uno strato formato da bastoncini analoghi ai bastoncini retinici degli occhi laterali;

- 3° Uno strato di nuclei in doppia o triplice serie;
- 4° Uno strato chiaro circolare;
- 5° Un nuovo strato di nuclei disposto in due o tre ordini.

Nella porzione retinica dell'organo parietale penetrerebbe un nervo dipendente dall'epifisi: nella parte opposta ha sede il cristallino; l'occhio è contornato da una capsula connettivale e nello spazio esistente fra l'uno e l'altra trovansi vasi.

Una se non identica almeno analoga disposizione a quella descritta da Spencer nell'Hatteria ha riscontrato De Graaf [14] nell'Anguis fragilis. Se non che lo strato interno sarebbe formato non già da un liquido più o meno coagulato sibbene da bastoncini cuticulari ben distinti nella loro forma; la zona immediatamente più periferica, dalle cellule cilindriche pigmentate corrispondenti ai bastoncini di Spencer, libere nel loro estremo interno: mancherebbe qualsiasi filamento nervoso. De Graaf nota che l'occhio impari dei Sauri e gli occhi pari dei cefalopodi, eteropodi e pteropodi si assomigliano molto.

### *Riassumendo*

le numerose osservazioni di Spencer, se ne deduce che egli considera l'organo parietale come una derivazione dell'epifisi e nel caso di sviluppo più perfetto si avrebbe il seguente tipo. — L'epifisi consta di tre porzioni: una *prossimale* cava, impiantata sull'estremo posteriore del talamencefalo e diretta presso a poco perpendicolarmente verso la parete craniana; una *intermedia* massiccia, cordoniforme, che cammina rasente la parete craniana verso l'avanti; una *terza* che è rigonfia e si differenzia nell'organo parietale. — La porzione intermedia si trasforma nel nervo ottico che penetra nell'occhio parietale. — Questo tipo si riscontra in Hatteria, Varanus gig., Anolis, Uraniskodon, Iguana, Lacerta viridis e Lacerta ocellata, in Zootoca vivipara con evidenze e differenziamento strutturale più o meno grandi. In altre specie il rapporto fra la prima porzione dell'epifisi e la terza si perde per regressione della porzione intermedia, e allora si ha un organo parietale ben sviluppato ma isolato, questo tipo è presentato da Varanus bengalensis, Calotes, Agama hispida, Grammatophora, Moloch horr, Lejodera nit, Anguis fragilis, Seps etc.

Altre volte invece persiste la porzione intermedia la quale in cambio di trasformarsi in un nervo resta pervia e tubulare, ma la terza porzione in luogo di assumere struttura oftalmoide resta come una vescicola a parete uniforme; si realizza questo terzo tipo in *Cyclodus gig.*, *Lyriocephalus pt.*, *Draco volans*, *Chamaeleo vulgaris*. Infine in altre specie manca il foro parietale craniano e o manca l'organo parietale o è ridotto a un rigonfiamento massiccio all'estremità libera dell'epifisi. Questo 4° tipo l'abbiamo in *Geko verus*, *Ameiva*, *Ceratophora*. Fra i fatti riferiti dall'autore ve ne sarebbero però due che non armonizzerebbero bene con questo suo schema; in *Uraniskodon* il peduncolo che congiunge l'oragano parietale all'epifisi presenta a breve distanza dall'organo parietale un rigonfiamento pigmentato che si assomiglia a un organo parietale accessorio; e in *Calotes* malgrado esista un organo parietale ben differenziato non connesso coll'epifisi, questa presenta ugualmente tre porzioni distinte cioè la prossimale, l'intermedia e un rigonfiamento in cui termina la porzione intermedia a breve distanza dall'occhio parietale. — L'autore non accenna nè al cuscino epifisario nè alla parafisi e dalle sue figure si deduce che egli ha interpretato come epifisi il complesso di questo organo unito agli altri due summenzionati.

Da Spencer si discosta notevolmente Béraneck per ciò che riguarda le disposizioni anatomiche e la loro interpretazione. Secondo Béraneck il nervo che va all'occhio parietale nasce direttamente dal tetto del talamencefalo al davanti dell'epifisi e non ha alcun rapporto con questa.

Egli ne conclude che l'occhio parietale non deriva dall'epifisi ma ha un abbozzo originario distinto.

All'opinione di Spencer riguardo alla derivazione dell'occhio parietale aderiscono invece Klinckowström, Straahl e Martin. — Staderini invece si accosterebbe all'opinione di Béraneck in quanto ammette nel *Gongylus* un nervo dell'organo parietale che deriva dal tetto del talamencefalo (commisura superiore), ma fa viceversa derivare l'organo parietale dall'estremo staccato dell'epifisi, il che complica la questione.

In riguardo al complesso di tutti gli organi che nascono dalla volta del 3° ventricolo, dalle descrizioni degli autori risulterebbe che questi presentano nei diversi vertebrati una notevole costanza topo-



grafica e morfologica e si potrebbero riassumere i loro principali caratteri nel modo seguente. Procedendo dall'indietro all'avanti si incontra:

1° La commissura posteriore prevalentemente formata da fasci di fibre nervose a direzione trasversale e che precede immediatamente il mesencefalo.

2° Il tratto intermedio o recesso pineale che non si capisce bene che cosa rappresenti.

3° Il tubo epifisario o epifisi col quale è connesso o no, secondo gli autori, l'occhio parietale.

4° La commissura superiore che pure non è chiaramente descritta nelle fasi embrionali, ma congiunge i due talami ottici e più precisamente i due nuclei dell'Habenula.

5° Il cuscino dell'epifisi, vasto sacco sporgente la cui lamina posteriore si continua coll'anteriore del tubo epifisario, nel luogo di continuazione trovandosi la commissura superiore, e la cui lamina anteriore si riflette nella lamina posteriore della parafisi; nel punto di loro congiungimento esiste:

6° Il Velum che gli autori connettono con un plesso coroideo.

7° La parafisi che colla sua lamina anteriore si continuerebbe col telencefalo. — Il significato di questo organo è dubbio. — Secondo alcuni avrebbe natura glandulare, secondo altri sarebbe un organo di senso acustico degenerato; secondo altri sarebbe in rapporto con un preplesso ed un postplesso, secondo altri ancora solo con un preplesso. — Francotte fa derivare da essa una parte del futuro plesso coroideo; Hill crede che essa degeneri e scompaia del tutto; per Selenka essa sarebbe il reliquato di una vescicola acustica atavica; secondo Leydig, invece, in cambio di una singola vescicola parafisaria, si avrebbe un gruppo di 5 vescicole che più tardi si collegano così intimamente coll'epifisi che Spencer le ha interpretate come facenti parte di quest'ultima.

Vedremo più avanti cosa risulta dalle nostre ricerche.

## Tecnica e materiale.

Il materiale per le presenti ricerche fu raccolto negli estati 1901—02 e 1902—03 e fu fissato freschissimo parte in alcool, parte in bicromato potassico — osmico. Non fu possibile distinguere esattamente le specie, cosa che mi propongo di fare in seguito, perchè nei Trattati di sistematica mancano i dati per la differenziazione di esse mediante i caratteri delle ova e dei giovani embrioni non ancora pigmentati. Si è tuttavia riconosciuto la specie *Lacerta viridis* per la brevità della testa e pel suo rigonfiamento apicale, nonchè, negli embrioni più avanzati, per la uniforme pigmentazione violacea bruno giallastra.

I rimanenti embrioni appartenevano alle specie nostrali piccole, e questo si dedusse sia dalla forma della testa, sia dalla disposizione lineare o a macchie sparse del pigmento. — Ma, come è noto, di queste speci piccole, secondo alcuni zoologi, ve ne sono parecchie; sono determinate, per questi, le specie: *Lacerta muralis*, *agilis*, *ocellata*, *serpa* e *vivipara*, le quali per altri Zoologi non sarebbero che varietà. — Ora noi non avendo potuto classificare i nostri esemplari, siamo costretti nel descriverli a disporli in due sole categorie: *specie grandi*, rappresentate da *Lacerta viridis* e *specie piccole* incerte. Tuttavia, essendo che, come apparirà in seguito, abbiamo trovato differenze strutturali notevoli, riguardo all'occhio parietale, nelle specie piccole, noi siamo portati a credere che queste sieno speci distinte realmente, perchè ci pare improbabile che in semplici varietà possano variare così notevolmente degli organi nei loro caratteri morfologici. — Per ordinare gli embrioni abbiamo preso la lunghezza della testa, misurata dal foro uditivo all'apice del muso. — Le teste intiere se si trattava di embrioni giovani, prive della mascella inferiore o ridotte alla sola calotta se si trattava di embrioni avanzati o di adulti, furono colorate *in toto* sia in borocarmino alcoolico, sia in paracarmino Meyer, sia in allumecarmino, incluse in paraffina, divise al microtomo in sezioni di 15—30  $\mu$  sia sagittalmente che frontalmente. Le sezioni furono poi disposte in serie sul portaoggetti. — I disegni di quelle che presentavano qualche particolare interessante furono presi coll'aiuto della camera lucida di Nachet.

Premesse queste notizie veniamo alla descrizione delle varie sezioni.

1. *Lacerta viridis* (lung.  $3\frac{1}{2}$  mm).<sup>1)</sup> Sezioni frontali. Paracarmino.

Le sezioni frontali sono esaminate dall'avanti all'indietro. — A livello del foro di Monro dalla lamina sopraneuroporica parte un diverticolo endimario rappresentante la parafisi che si dirige apicalmente nel piano della scissura interemisferica, press'a poco a livello del punto in cui dalla parte ventrale del talamencefalo si forma il chiasma dei nervi ottici. Questo diverticolo si dirige all'indietro restando tubulare e cilindrico rasente la faccia superiore del tetto del terzo ventricolo. La sua estremità libera si rigonfia alquanto (fig. 1, *pr*) e, parecchie sezioni al di dietro del suo punto d'origine, si apre alla superficie cutanea

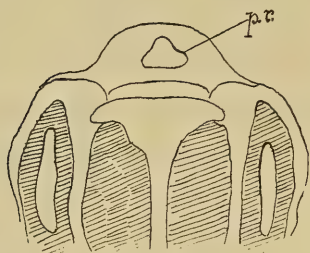


Fig. 1.

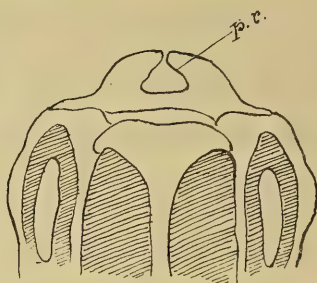


Fig. 2.

tra due pliche molto accentuate della cute (fig. 2). La distanza che separa il peduncolo di questo tubo dal punto in cui si apre sulla cute è rappresentato dallo spessore di 9 sezioni quindi la lunghezza del tubo stesso è di  $180\ \mu$ . Si avrebbe quindi una disposizione che richiama lontanamente una persistenza del neuroporo anteriore. — La parafisi cessa a questo punto. Posteriormente il tetto del 3° ventricolo continuasi monostratificato, piano, a breve distanza dall'ectoderma pure pianeggiante.

Parecchie sezioni più addietro si vede un ispessimento mediano, foggiato a cupola, della cute, e si incontra il margine anteriore dell'occhio pineale appiattito lievemente in senso dorso-ventrale. In corri-

<sup>1)</sup> La misura riferita è quella testa.

spondenza del bordo posteriore del medesimo si incontra l'estremo anteriore dell'epifisi che nasce dalla parte posteriore del tetto del talamencefalo, notevolmente inspessito al davanti e al di dietro del suo peduncolo. — Anteriormente però l'ispessimento è tutto epëndimario; posteriormente sull'ependima scorre in direzione trasversale un grosso fascio di fibre nervose (commissura posteriore).

2. *Lacerta viridis* (lung. 3 mm). Sezione frontale. Allume-carmino.

Le disposizioni sono analoghe alla precedente; i foro di Monro sono più ampi.

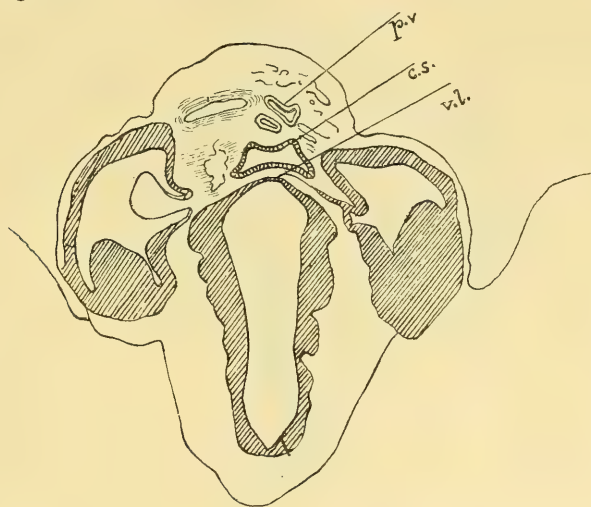


Fig. 3.

La parete anteriore della radice del diverticolo parafisario si incontra nello stesso piano dorso-ventrale in cui ventralmente giace il chiasma dei nervi ottici. La cute è sollevata a cupola in questo stesso piano e sotto l'ectoderma si incontra il connettivo con grossi vasi sanguigni. — L'ingresso della parafisi nel 3° ventricolo (fig. 4, *pr*) è molto largo e l'ependima del suo orlo si continua direttamente col l'ependima della faccia ventrale dei plessi coroidei che quivi penetrano nei ventricoli laterali dalla parte della scissura interemisferica lateralmente alla parafisi. L'estremità dorsale di questa è molto ramificata, si dirige all'indietro e dorsalmente, allontanandosi dal tetto talamencefalico e avvicinandosi all'ectoderma. Nello spazio che resta fra il tubo



parafisario e il tetto ventricolare si incontra ben tosto l'estremo anteriore di quel vasto sacco che dagli autori è stato detto cuscino epifisario (fig. 3, *cs*). Nelle sezioni dorso-ventrali ha forma regolarmente trapezoide e ben presto la sua ampia cavità confluisce con quella del terzo ventricolo così che questa appare foggjata a volta rigonfia. L'insenatura endimaria che separa la parafisi dalla parete antero-ventrale di questo cuscino rappresenta il *velum* (fig. 3, *vl*).

Dorsalmente al tetto così rigonfiato del terzo ventricolo si vede sempre la sezione della parafisi ancora tubulare, ramificata, ma molto

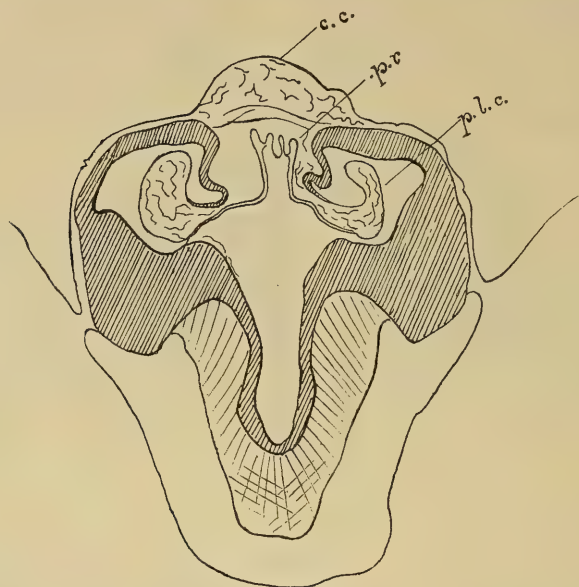


Fig. 4.

appiattita in senso dorso-ventrale. — Anche qui, parecchie sezioni dopo la radice della parafisi, l'ectoderma si introflette e si confonde col-l'epitelio parafisario, senza però che vi sia apertura della parafisi verso l'esterno. — Anche in questo caso si avrebbe dunque quella disposizione che ricorda il neuroporo anteriore. Subito al di dietro di questa comunicazione ectodermico-parafisaria, e mentre ancora se ne scorgono sulle sezioni le traccia, l'ectoderma, framezzo a due alte pliche cutanee si rigonfia regolarmente a vetro di orologio ispessendosi notevolmente e trasformandosi gradatamente nell'occhio parietale (fig. 5, *op*). Questo

ha la forma di una lente concavo-convessa colla convessità rivolta superficialmente e la concavità rivolta verso gli strati profondi; risiede all'apice della cupula cutanea ed è così fortemente appiattito in senso dorso ventrale che la sua cavità appare come una fessura lineare; giace nello spessore dell'ectoderma e non contiene traccia di pigmento. Esso ha l'apparenza di una regolare spaccatura di una placca circolare ispessita di ectoderma.

Poco al di dietro del punto dove termina la parafisi e appare l'estremità anteriore dell'organo parietale, compare una commissura

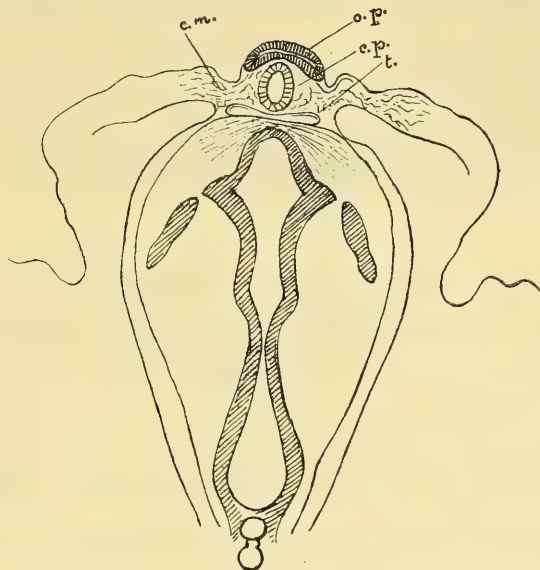


Fig. 5.

trasversale grigia tra i due margini superiori interni dei talami ottici. Questa lamina grigia assieme coll'ependima forma una specie di tasca estesa trasversalmente, schiacciata dorso-ventralmente che si dirige all'indietro insinuandosi sotto l'estremità anteriore dell'epifisi. Ben presto però sotto questa tasca (fig. 5, *t*) compare un robusto fascio di fibre nervose trasversali che va da un ganglio dell'habenula all'altro. — A livello della comparsa della commissura grigia compare al di sopra del tetto ventricolare, fra questo e l'organo parietale, l'estremità anteriore dell'epifisi, ovalare, massiccia che dorsalmente tocca l'occhio parietale. Presto l'epifisi diventa cava (fig. 5, *ep*), leggermente piriforme

in senso dorso-ventrale, a pareti formate da parecchi piani di cui gli esterni a cellule rotondeggianti, l'interno a cellule cilindriche ciliate; la sua cavità contiene scarsi coaguli filamentosi. Le cellule connettivali si dispongono attorno ad essa a guisa di capsula rada; la tasca formata dalla commissura grigia e dall'ependima sta per finire; esiste sempre al disotto di essa il robusto fascio nervoso trasversale (fig. 5, *cm*).

Nella sezione successiva la tasca del tetto del talamencefalo è finita; scompare anche il fascio nervoso trasversale e compare il peduncolo dell'epifisi; l'occhio parietale è costituito da cellule cubiche che non si distinguono bene dalle cellule ectodermiche. Due sezioni al di dietro, e oltrepassata l'epifisi, compare un fascio nervoso trasversale post-epifisario (commissura posteriore); anche l'organo parietale è oltrepassato ma resta il rilievo cupuliforme cutaneo riempito di connettivo e di vasi.

### 3. *Lacerta viridis* (lung. $4\frac{1}{2}$ mm). Sezioni frontali. Borocarmino.

La parafisi nasce nel solito modo dalla lamina sopraneuroporica a livello dei fori di Monro. In questo punto essa è un vasto sacco epiteliale monostratificato, rigonfio, triangolare in sezione frontale, colla base curva vicina all'ectoderma, l'apice nell'orifizio di comunicazione col terzo ventricolo (fig. 6, *pr*). Essa manda però tre o quattro lunghe digitazioni tubulari all'avanti, la cui sezione si riscontra nel connettivo che riempie la scissura interemisferica fino a livello del terzo anteriore degli emisferi e si prolunga caudalmente con ramificazioni tubulari che si scoprono nel connettivo lasso che sta sopra al tetto del 3° ventricolo.

Poco al davanti dei fori di Monro la volta della parafisi si ispessisce e si congiunge mediante un *gettone* cellulare, coll'ectoderma. Le cose dunque sono alquanto diverse che nella fase più giovane,  $3\frac{1}{2}$  mm, nella quale si ha una lunga parafisi tubulare che si apre nell'ectoderma vicino all'occhio parietale; ignoriamo quale delle due disposizioni sia più primitiva, ma probabilmente lo sarà quest'ultima che abbiamo riscontrato in fasi più precoci.

Parecchie sezioni dopo la radice della parafisi si incontra vicino alla cute il contorno anteriore dell'occhio parietale. L'occhio parietale

è grande, rigonfio; la sua superficie dorsale è però introflessa, cosicchè nel complesso ha la forma di una palla elastica di cui con un dito si comprima un polo e rassomiglia in modo sorprendente ad una vescicola ottica primaria in via di trasformarsi in secondaria; l'ectoderma invece passa a cupola su questa faccia, cosicchè fra esso e l'organo parietale resta uno spazio vuoto biconvesso. Al disotto del contorno posteriore dell'occhio parietale, fra questo e il tetto del talamencefalo, si incontra l'estremità anteriore dell'epifisi, il cui peduncolo è preceduto, nel tetto del talamencefalo, dalla commissura grigia e dalla soprastante bianca congiungenti i due talami ottici.

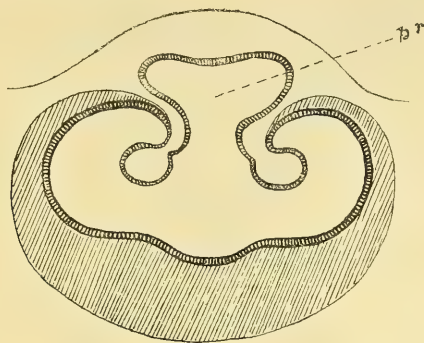


Fig. 6.

La parete epifisaria è grossa e presenta tre strati distinti; uno esterno rarefatto, con qualche nucleo rotondeggiante e fibre; uno medio ispessito con nuclei allungati radialmente; uno interno a cellule cilindriche apparentemente ciliate.

L'epifisi ha la sua solita forma a pera.

#### 4. *Lacerta viridis* (lungh. $7\frac{1}{2}$ mm). Sezioni sagittali. *Paracarmino*.

L'organo parietale è collocato anteriormente circa a livello dell'angolo posteriore-superiore dell'emisfero cerebrale, molto appiattito in senso dorso-ventrale; al di dietro di esso, ad una certa distanza, si vedono: la parafisi, il cuscino dell'epifisi e l'epifisi strettamente addossati. Tutti e tre questi organi si dirigono verso la cute un po'obliquamente verso l'indietro (fig. 7). La *parafisi* (*pr*) è un sacco di forma triangolare coll'apice rivolto all'encefalo, colla base ampia applicata stretta-



mente contro la cute; le sue pareti, a epitelio cubico monostratificato, formano una quantità di insenature ed emanano delle gemme tubulari strettamente abbracciate da reti sanguigni. Il così detto *cuscino dell'epifisi* (*cs*) vi trova immediatamente dietro la parafisi in uno spazio triangolare che resta fra questa e l'epifisi. Ha la forma anch'esso allungata in senso dorso-ventrale, ma col suo estremo distale non raggiunge la cute. Questo estremo appuntito si incunea in un interstizio angolare interposto fra le estremità della parafisi e dell'epifisi

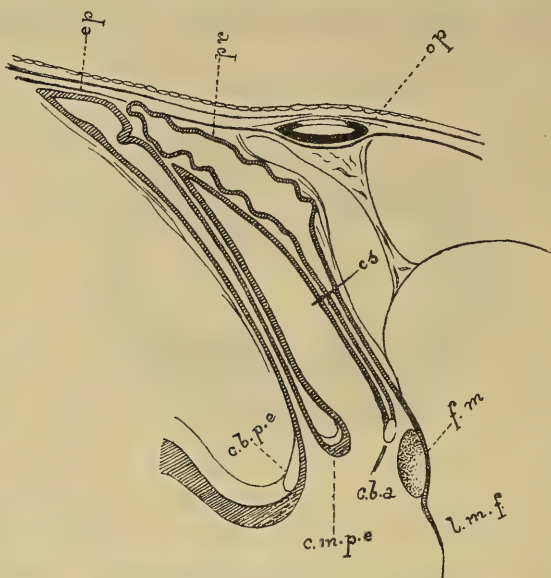


Fig. 7.

che si toccano: le sue pareti costituite come quelle dell'epifisi presentano meno insenature. All'indietro ancora troviamo l'*epifisi* (*ep*) molto allungata, tubulare, a estremità rigonfia, strettamente applicata contro la cute e addossata contro la parete posteriore dell'estremità superiore della parafisi. Le sue pareti constano internamente di uno strato di alte cellule cilindriche, a quanto sembra a cilia vibratili, esternamente di uno o due strati di cellule rotondeggianti. Parafisi, cuscino e epifisi, avvolte da un ricco plesso sanguigno, sembrano contenute da un comune astuccio connettivale vascolarizzato che emana dall'involucro piale dell'encefalo e si fissa contro la faccia profonda della parete craniana superiore. Come si vede da questa sommaria

descrizione, l'estremo distale dell'epifisi non è in minimo rapporto coll'occhio pineale trovandosi non solo all'indietro del medesimo, ma restandone separato da tutta l'estremità distale della parafisi, la cui estremità libera si approfonda anche in una depressione della parete craniana fino a mettersi quasi in contatto colla cute.

Descriviamo questi organi separatamente.

L'occhio parietale abbiamo già detto che è molto appiattito in senso dorso-ventrale, misura  $224 \mu$  in senso sagittale e  $40 \mu$  in senso verticale; la sua cavità è dunque una semplice fessura lineare<sup>1)</sup>; non presenta nessuna curva speciale e al disotto di esso si osserva un sacco sanguigno avvolto da un'espansione connettivale imbutiforme il cui peduncolo si dirige verso l'encefalo, tanto che questo imbuto connettivale si dimostra un'espansione piaie degli emisferi e non è in rapporto coll'involucro piaie degli altri organi talamencefalici che in corrispondenza della parete craniana ove la guaina di questi organi espandendosi contro la parete craniana incontra verso l'avanti l'analoga espansione del connettivo che sta sotto l'occhio pineale.

Questo consta di una parete profonda o retinica che agli orli si ripiega e si continua colla lamina superficiale o cristallinica. La lamina retinica è fortemente pigmentata nei suoi strati interni e continua a essere pigmentata per un certo tratto anche dopo essersi riflessa nella lamina cristallinica. — Questa ultima, libera di pigmento nella sua porzione centrale, è sottile, costituita appena da uno strato di cellule cubiche; per il grande appiattimento dell'organo, la lamina retinica e cristallinica sono quasi ad immediato contatto.

Al disotto dell'occhio pineale passa la dura madre pigmentata ma rarefatta nella sua struttura; al di sopra, ad intimo contatto, passa il derma cutaneo raddoppiato profondamente da un sottile strato fibroso appartenente alle pareti craniane.

L'epifisi alla sua estremità distale appare strozzata mediante un marcato restringimento in una vescica terminale e in una parte tubulare; non vi è però separazione. Si osserva anche che lo strato corneo

<sup>1)</sup> Nella figura questa cavità appare molto più ampia per imperizia del disegnatore.

dell'epidermide dove passa sopra l'occhio pineale si assottiglia notevolmente.

Interessante è il contegno della cute e delle parete craniana rispetto all'organo parietale. Il derma cutaneo in corrispondenza di questo si assottiglia, ma resta fibroso e perde il pigmento; non ho visto al di sopra di esso quella disposizione colonnare dello strato Malpighiano descritta da Spencer; ma bensì ho visto in questo strato qualche cellula connettivale pigmentata molto ramificata (v. fig. 8 e 20). Tutta la parte cornea dell'epidermide che forma la placca cornea cefalica, è formata da cellule piatte e dista notevolmente dalle part sottostanti. La parete craniana, che è fibrosa a quest'epoca dello sviluppo in corrispondenza delle future ossa dermiche della volta, è limitata da due strati pigmentati; l'uno interno appartenente alla dura meninge, esterno l'altro appartenente agli strati profondi del derma. In corrispondenza dell'occhio parietale la lamina pigmentata

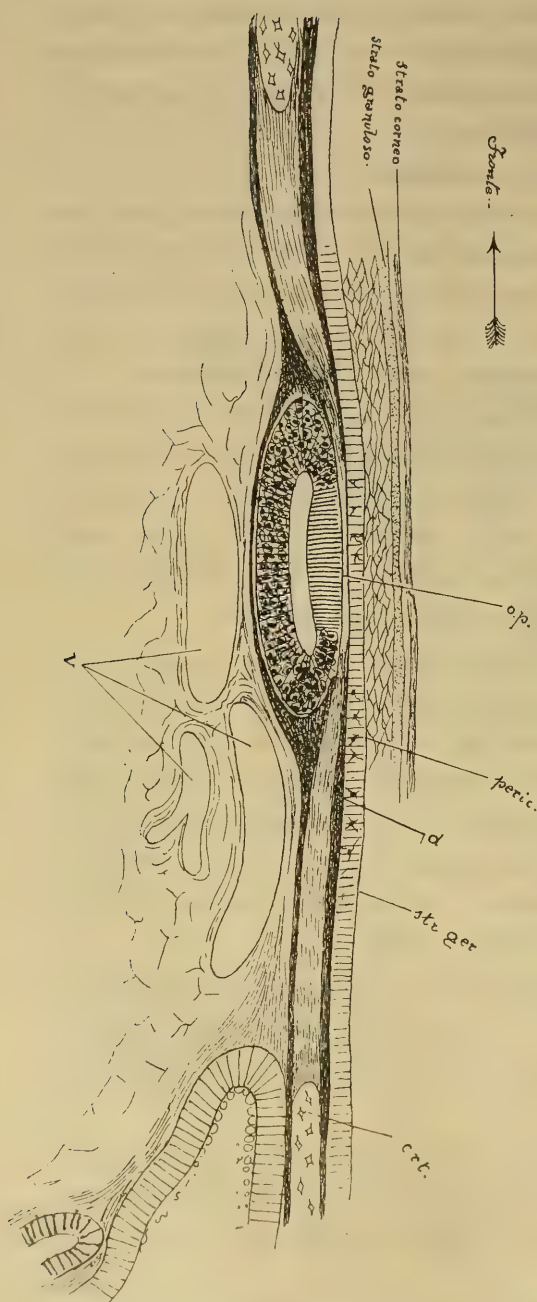


Fig. 8.

interna passa al disotto; la lamina pigmentata dermica invece perde il suo pigmento passando sopra. — Riguardo al tessuto fibroso della parete craniana, questo, a livello dell'occhio parietale, si assottiglia assai ma non si interrompe, saldandosi alla faccia profonda del derma,\* cosicchè, malgrado le apparenze superficiali e contrariamente a quanto descrive Spencer in altre specie, l'occhio parietale si trova dentro la cavità craniana. I rapporti degli organi talamencefalici in corrispondenza del tetto del terzo ventricolo sono dimostrati dalla figura 7 (*l m t*).

La lamina anteriore della parafisi si continua sulla linea mediana sagittale colla lamina terminalis; lateralmente coll'ependima ventrale dei plessi coroidei dei ventricoli laterali passando pel foro di Monro (Fig. *M*, fig. 7). La lamina posteriore si riflette e si continua colla lamina anteriore del cuscino epifisario; nel luogo di questa riflessione, esternamente all'ependima, vi è un rilevante fascio trasversale di fibre nervose — commissura bianca anteriore — (fig. 7, *c b a*). La lamina posteriore del cuscino si continua colla lamina anteriore dell'epifisi; in corrispondenza di questo punto abbiamo un notevole ispessimento dell'ependima che addirittura si trasforma in una lamina trasversale di cellule nervose congiungente i due nuclei habenulari ed esternamente a questo strato grigio un fascio di fibre nervose; proporrei di chiamare questo complesso — commissura mista preepifisaria<sup>1)</sup>; — (fig. 7, *c m pe*) infine la lamina posteriore dell'epifisi si continua colla parete dorsale del talamencefalo; ma prima presenta un piano trasversale notevole di fibre nervose: commissura bianca post-epifisaria (fig. 7, *c b pe*).

5. *Lacerta viridis* (lungh. 7 mm). Sezione sagittale. Borocarmino.

Disposizioni analoghe alla precedente (fig. 7) senonchè:

1° La parafisi, sempre molto ramificata e sinuosa nel suo estremo distale rigonfia e commista con vasi sanguigni, non tocca più la parete craniana.

2° L'epifisi crescendo col suo estremo distale si ripiega in avanti, rasentando la faccia profonda della parete craniana nell'area precedentemente toccata dalla parafisi e si accosta all'organo parietale. Questa

<sup>1)</sup> Sarebbe con questa commissura che secondo Grieb si mette in rapporto il nervo parietale.



porzione riflessa piuttosto rigonfia è separata dal resto da uno strozzamento così profondo in corrispondenza del punto di flessione che io avrei pensato d'aver sott'occhi una parte in via di separazione destinata a diventare l'organo parietale se non avessi scorto questo, molto piccolo, del resto, schiacciato e quasi rudimentale, un po' più avanti quasi nello spessore della parete craniana. — Il connettivo pigmentato della dura madre forma una capsula attorno all'estremo riflesso dell'epifisi e si osserva pure pigmento sulla superficie libera delle cellule cilindriche interne dell'epifisi in corrispondenza della sua parte distale.

3° L'organo parietale presenta gli stessi rapporti colla parete craniana descritti nel capitolo precedente. Sono solo aumentate in quantità le cellule connettivali pigmentate in quella lamina durale che gli passa sotto, come anche si accumulano queste cellule fra esso e la punta dell'epifisi. La porzione retinica dell'organo parietale è tanto invasa da pigmento che non si può descrivere. — La porzione cristallinica è notevolmente inspessita in confronto allo stadio precedente e le sue cellule sono diventate nettamente columnari toccando colla loro faccia superficiale la lamina fibrosa, continuazione della parete craniana, che passa fra l'organo parietale e il derma cutaneo. — Le due porzioni sono così strettamente addossate che si può dire manchi una cavità oculare. Il cuscino dell'epifisi sempre interposto fra l'epifisi e la parafisi arriva assieme con questa all'altezza del punto in cui l'epifisi si riflette all'avanti.

6. *Lacerta viridis* (lungh. 11 mm). *Sezioni sagittali. Borocarmino.*

*Costituzione istologica dell'organo parietale.* — In questa testa anche le ossa della volta sono rappresentate allo stato cartilagineo. — La disposizione e la struttura della parafisi, del cuscino e dell'epifisi sono press'a poco quelle dello stadio precedente; interessanti sono i rapporti dell'occhio parietale per la nettezza con cui sono delineati (fig. 8). — L'organo parietale è depresso in senso dorso-ventrale, ma meno che nella fase precedente; ha la conformazione esterna di una lente biconvessa; al disotto di esso passa la lamina pigmentata della dura meninge che mandando sul suo contorno una espansione che si avvanza alquanto anche sulla faccia superficiale cristallinica lo tiene incastonato

dentro ad una specie di doccia circolare come la gemma di un anello montato a notte (fig. 8). Sulla faccia cristallinica dell'organo parietale passa una lamina fibrosa assai nettamente marcata sebbene sottile seguendo la quale perifericamente si vede che non è altra cosa che il prolungamento del pericondrio esterno ed interno della parete craniana (fig. 8, *peric.*). — Superficialmente a questa lamina fibrosa poggia il derma molto assottigliato e al di sopra di questo lo strato germinativo dell'epidermide le cui cellule hanno disposizione colonnare non più evidente che in altri punti della parete craniana. — Alle cellule epiteliali di questo strato sono frammiste alcune cellule ramificate, leggermente pigmentate, di natura connettivale; al di sopra di questo epitelio germinativo si osservano i rimanenti strati dell'epidermide e cioè molto distintamente uno strato spinoso debolmente pigmentato; uno strato ad eleidina, diviso in due zone da una leggera stria omogenea, ed uno strato corneo diviso da una fessura in due strati, uno giovane, meno cheratinizzato, aderente allo strato ad eleidina, uno più vecchio, completamente cheratinizzato, che forma la placca cornea cefalica. La pigmentazione del derma cutaneo cessa sul contorno dell'area corrispondente all'organo parietale (fig. 8, *d*).

Al di sotto dell'organo parietale rasente la dura madre esiste un grosso seno sanguigno venoso (fig. 8, *v*) e al disotto ancora, nella scissura interemisferica, numerosi capillari. — Molto sviluppata è la commissura bianca anteriore fra la lamina posteriore della parafovea e l'anteriore del cuscino, come anche è assai sviluppata la commissura mista preepifisaria; mentre lo è meno la commissura bianca postepifisaria. L'organo parietale consta di una lamina retinale fortemente pigmentata che si riflette nella lamina cristallinica superficiale continuando ad essere pigmentata fino ad una certa distanza dall'orlo di riflessione. — In corrispondenza del punto in cui dalla porzione retinica pigmentata si passa alla cristallinica non pigmentata si osserva un assottigliamento dovuto alla minore altezza delle cellule. — La porzione cristallinica occupa la regione centrale della lamina superficiale. E' priva di pigmento e consta di cellule cilindriche strettamente giustapposte, perpendicolari al piano della lamina fibrosa craniana che chiude il foro parietale. L'interno dell'occhio parietale è occupato da una cavità

distinta della forma di una lente concavo-convessa, nella quale si osserva una sostanza splendente raggrumata specialmente contro la faccia profonda del cristallino.

Il foro parietale, se si considera dal punto in cui finisce la cartilagine (fig. 8, *crt*) per continuarsi solo il pericondrio, è notevolmente più grande dell'occhio parietale.

7. *Lacerta viridis* (lungh. 13 mm). Sezione sagittale.

*Apparenze esterne dell'occhio parietale.* L'occhio parietale è visibile come un distinto circolo bianco con area centrale scura.

*Costituzione istologica.* Le disposizioni sono press'a poco identiche a quelle del caso precedente se non che l'epifisi si dirige ancora di più all'avanti; scorrendo rasente all'estremità superiore della parafisi e rasente la faccia profonda della parete craniana, si mette in contatto coll'orlo posteriore dell'occhio parietale dal quale resta separata mediante connettivo pigmentato (fig. 20, *ep*).

Nelle cellule cilindriche dello strato interno della parete dell'epifisi si osserva pigmento specialmente verso la loro faccia libera e nell'estremità superiore dell'organo; queste cellule presentano in corrispondenza della loro faccia libera un orletto striato e verso la cavità epifisaria un accumulo di sostanza granulosa splendente.<sup>1)</sup>

Nell'organo parietale (fig. 20, *op cr*) si osserva il cristallino molto cresciuto in altezza tanto da occludere quasi la cavità oculare e fra il suo orlo e la regione limitrofa della lamina retinica esiste un assottigliamento così notevole da dare l'impressione di una interruzione completa.

<sup>1)</sup> È strano come il Galeotti descriva nella *Lacerta muralis* un tubo epifisario sottile e costituito da cellule appiattite. Come lo dimostrano le nostre figure (5, 8, 15, 20), noi l'abbiamo sempre trovato formato da un epitelio cilindrico stratificato costituente una parete notevolmente grossa. Si è già detto come nelle prime fasi di sviluppo le cellule cilindriche interne presentino cilia vibratili, più avanti perdendo le cilia presentino fatti secretivi per caricarsi infine specialmente vicino alla loro faccia libera e in corrispondenza della punta dell'organo di numerosi e piccoli granuli di pigmento. Essendo che solo la punta dell'epifisi è in queste fasi avanzate di sviluppo ravvolta da abbondante connettivo pigmentato noi pensiamo che questo connettivo rappresenti la sorgente da cui le cellule epiteliali raccolgono il pigmento. Infatti nelle regioni più proximali del tubo epifisario dove l'involucro connettivale pigmentato cessa anche le cellule epifisarie sono prive di pigmento (fig. 20 *ep*).

Anzi, nell'esemplare in esame, dal lato anteriore questa interruzione è veramente esistente. Come nei casi precedenti l'estremo superficiale delle cellule cristalliniche, le quali hanno il loro nucleo spostato verso l'estremo profondo, poggia esternamente con direzione perpendicolare sulla lamina fibrosa pericondrica. La lamina retinica è tanto invasa da pigmento da non potersi descrivere i suoi elementi cellulari. Il foro parietale si è alquanto ristretto in confronto alla fase precedente (fig. 8, *crt*) ma è notevole che l'avanzarsi della cartilagine craniana avviene esclusivamente nell'orlo anteriore del foro parietale, che così si accosta notevolmente all'occhio parietale; mentre in corrispondenza della parte posteriore della regione l'orlo dell'organo parietale resta tanto distante dall'orlo cartilagine del forame che in

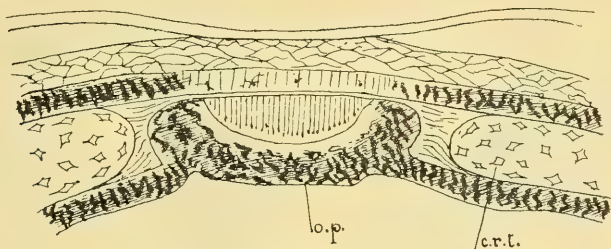


Fig. 9.

corrispondenza del loro intervallo sta applicata l'estremità distale dell'epifisi la quale viene così a trovarsi dentro all'area del foro e poggia contro un tratto di parete craniana ancora semplicemente fibrosa (fig. 20).

8. *Lacerta viridis* (lungh. 11 mm). Sezioni frontali. Borocarmino.

*Apparenze esterne dell'occhio parietale.* L'occhio parietale è visibile come una depressione circolare ugualmente pigmentata come il resto della scaglia.

*Costituzione istologica.* Non si incontra parafovea neppure a livello del foro di Monro; l'organo parietale si trova nel mezzo della piastra cefalica mediana leggermente infossata. Le disposizioni corrispondono a quelle del caso precedente, senonchè la lamina pericondrica che passa sull'organo parietale è molto assottigliata e il foro parietale si è ristretto per l'avanzarsi della cartilagine craniana (fig. 9, *crt*). Il cristallino,



della forma di una lente piano convessa, colla faccia piana poggia immediatamente contro la lamina pericondrica. Esso appare separato dalla porzione retinica la quale è oltremodo invasa da pigmento, molto rarefatta e sembra aver perduti tutti i suoi costituenti cellulari. — Gli elementi pigmentati che la invadono hanno la forma di grossi corpi ramificati; esternamente, cioè sul contorno dell'organo parietale, si continuano cogli elementi pigmentati della dura madre. In corrispondenza dell'o. p. la pigmentazione del derma cutaneo essa. — Lo strato germinativo dell'epidermide diventa invece molto alto e contiene qualche piccola cellula ramificata pigmentata. (La figura non è molto chiara a questo proposito perchè il disegnatore ha confuso insieme

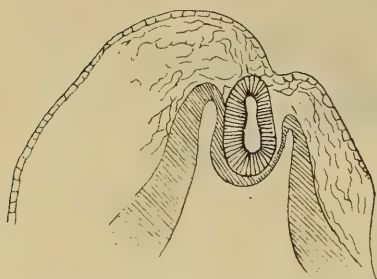


Fig. 10.

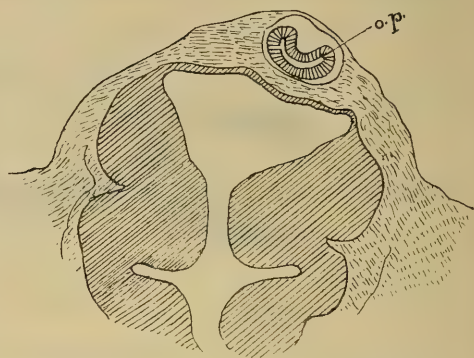


Fig. 11.

derma cutaneo e strato germinativo dell'epidermide; i rapporti sono come nella figura 20.) Tutto attorno all'area dell'occhio il pigmento è abbondantissimo nel derma cutaneo.

Subito al di dietro dell'organo parietale si incontra la estremità anteriore dell'epifisi, immediatamente applicata contro la dura madre, ancora dentro il perimetro del foro parietale dove le pareti craniane cartilaginee sono sostituite dal prolungamento del pericondrio. La sezione di questa punta dell'epifisi è schiacciata nel senso dorso-ventrale, è cava ed ha una configurazione a lente biconvessa tale da simulare un occhio parietale. Procedendo verso l'indietro la sezione dell'epifisi diventa sempre più ampia e triangolare coll'apice rivolto verso il tetto del talamencefalo e al davanti del suo peduncolo si trovano le

sezioni di numerose vescicole tubulari che si interpretano come appartenenti all'estremo distale della parafisi ancora persistente.

I fatti più interessanti di questo esemplare sarebbero: la scomparsa della parafisi nella sua parte prossimale, la degenerazione della lamina retinica dell'occhio parietale, che cominciava già ad accennarsi nel caso precedentemente descritto.

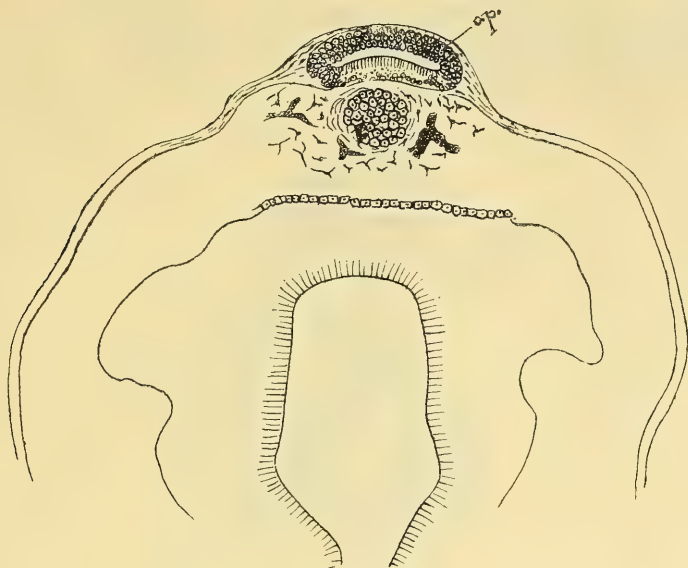


Fig. 12.

9. *Lacerta viridis* (lungh. 9 mm calotta). Sezione frontale. No.<sup>3</sup> Ag.  
Metodo Golgi.

L'occhio parietale ha presso a poco la stessa disposizione e struttura che nel caso precedente, se non che al disotto di esso si vede ancora la parte distale della parafisi, mentre si incontra l'estremo anteriore dell'epifisi al di dietro della regione dell'occhio parietale al di sopra della estremità rigonfia della parafisi che si incava a doccia per riceverla.

10. *Lacerta viridis* (lungh. 9 mm calotta). Sezione sagittale. No.<sup>3</sup> Ag.  
Metodo Golgi.

Si trovano le stesse disposizioni che nel preparato figura 7; se non che la parafisi non arriva più a immediato contatto della parete

craniana; anche qui l'estremità distale dell'epifisi, che è cava in tutta la sua estensione, tende a ripiegarsi all'avanti ma è ancora piuttosto lontana dall'occhio parietale. Dalla sua estremità frontale parte un fascio di connettivo molto pigmentato che si dirige verso l'occhio parietale ma non vi è alcun rapporto fra gli elementi cellulari. Nell'occhio parietale si vede la retina molto invasa da pigmento; il cristallino è formato da cellule cilindriche non tanto intimamente a contatto colla lamina periosteale come nei casi precedenti.



Fig. 13.

L'occhio parietale è molto schiacciato in senso dorso ventrale, cosicchè la cavità interna è quasi scomparsa.

L'interno dell'epifisi è pieno di grumi di sostanza coagulata.

#### 11. *Lacerta viridis* (lungh. 8 mm). Sezioni frontali.

Medesimi rapporti che nella figura 8 che rappresenta una sezione sagittale. In sezione frontale al disotto dell'occhio parietale, che resta superiormente alla dura madre fra questa e la lamina periosteale del foro parietale e, benchè molto schiacciato, ha una cavità distinta, si osserva la sezione commista dell'epifisi e della parafisi che si trovano dentro a una guaina speciale molto vascolarizzata la quale sembra essere una dipendenza della pia meninge.

12. *Lacerta piccola* (lung. 4 mm). Sezione frontale.

Si incontra l'estremità anteriore della parafisi molto anteriormente nel connettivo della scissura interemisferica come un tubo semplice piuttosto profondamente situato e in rapporto con numerosi vasi sanguigni. — Ben presto al ramo unico, dapprima incontrato, si aggiungono numerosi rami collaterali, che più posteriormente confluiscono in un ampio sacco comune. — Ad un certo punto un seno sanguigno che trasversalmente passa sopra alle ramificazioni della parafisi cessa e il

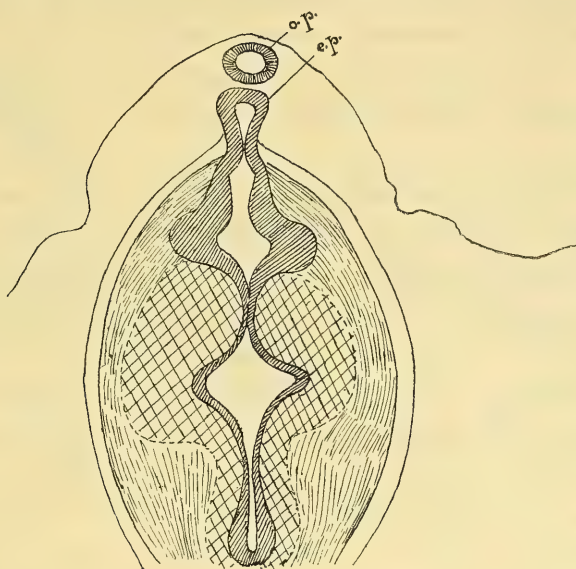


Fig. 14.

tubo maggiore parafisario si mette in rapporto con una insenatura ectodermica. Pare che quivi esista un orifizio aperto all'esterno. — Dico pare, perchè le disposizioni non sono assolutamente evidenti. A livello dei fori di Monro la lamina posteriore della parafisi si continua col tetto endimario del talamencefalo che è molto rigonfio. Procedendo verso l'indietro si incontra l'occhio parietale immediatamente sottostante all'ectoderma ma ben separato dal medesimo, molto appiattito in senso dorso-ventrale ma non incurvato, privo di pigmento e colla parete non ancora distinta in retina e cristallino.



Circa a metà dell'organo parietale si incontra sotto al medesimo, coll'interposizione di un po'di connettivo, l'estremità anteriore dell'epifisi. — Questa è cava, a pareti spesse ed ha il suo peduncolo posteriormente alla posizione dell'organo parietale presentando quei rapporti anatomici che già si sono descritti in altri embrioni.

13. *Lacerta piccola* (lung. 4 mm). Sezione frontale. *Paracarmino*.

Anche qui l'estremo distale della parafisi si incontra molto all'avanti nel fondo della scissura interemisferica, costituito di parecchi tubi dei quali uno si spinge più avanti degli altri. Qui pure diventa un sacco unico dove comunica col terzo ventricolo a livello dei fori di Monro. — La sua lamina posteriore si continua col tetto rigonfio del terzo ventricolo. Non si scorge in questo caso comunicazione col l'ectoderma.

*L'occhio parietale* separato dalla cute da uno spazio cavo presenta una singolare disposizione. — La sua parete dorsale è fortemente introflessa dentro alla ventrale cosicchè si ha una grandissima rassomiglianza colla fase di vescicola ottica secondaria o cupula retinica che si incontra nello sviluppo degli occhi pari (fig. 11, o p).

Le cellule dello strato superficiale della parete introflessa sono più alte che quelle della parete ricevente, ed hanno i loro nuclei spostati verso la cavità vescicolare. — Un fatto analogo si osserva nelle cellule dello strato interno della parete ricevente, se non che qui lo spostamento nucleare è minore. — Cosicchè nella lamina introflessa o cristallinica dell'occhio parietale sono diventate cilindriche le cellule dello strato superficiale i cui nuclei giacciono profondamente, mentre nella lamina ricevente sono diventate cilindriche le cellule dello strato profondo che hanno i loro nuclei spostati verso l'esterno della vescicola. Questa disposizione dei due poli opposti dell'organo parietale (ventrale e dorsale) è assai regolare, ed essendo che la cute passa regolarmente convessa a guisa di cornea sulla incavatura del polo dorsale dell'occhio parietale, si può escludere che l'introflessione di questo polo dipenda da pressioni o traumi esterni. — Nulla di notevole presenta l'epifisi che ha i soliti rapporti coll'organo parietale e col talamencefalo.

14. *Lacerta piccola* (lungh.  $4\frac{1}{2}$  mm). Sezione frontale. Borocarmino.  
(Fig. 12.)

Le sezioni vengono esaminate dall'avanti all'indietro. — Anteriormente si incontra l'organo parietale, poi, a metà circa dello stesso, la punta dell'epifisi. Prendendo in esame la placca mediana dorsale dell'encefalo in senso cranio-caudale si osserva: la scissura interemisferica ripiena di connettivo vascolarizzato, nella quale verso l'estremità posteriore degli emisferi si incomincia a vedere la sezione della parafisi molto

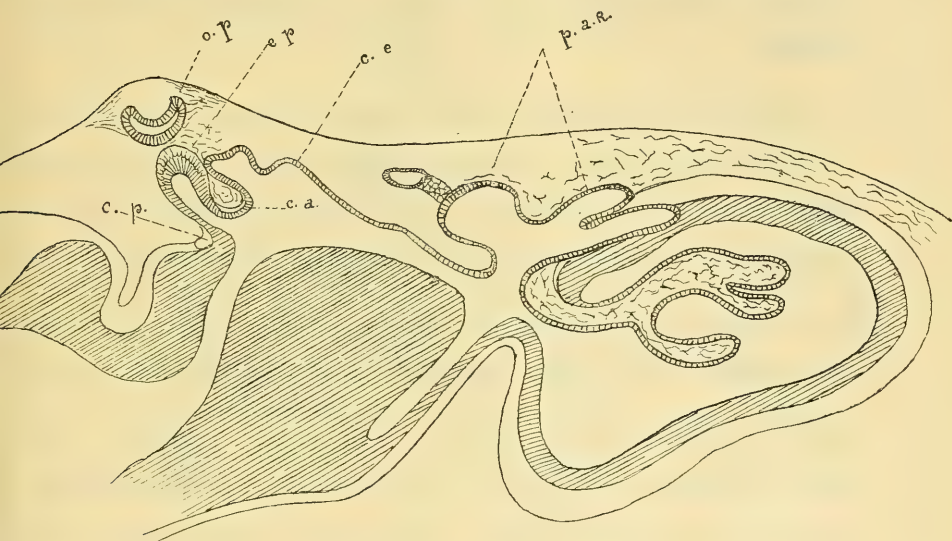


Fig. 15.

ramificata verso l'avanti e verso l'indietro, il cui peduncolo si apre nella cavità ventricolare fra i due fori di Monro.

Procedendo verso l'indietro si osserva che la parete *posteriore* del deduncolo della parafisi, gradatamente appiattendosi, si continua colla lamina anteriore del velum poi colla sua lamina posteriore, quindi coll'ependima del tetto del terzo ventricolo o cuscino epifisario; la sua parete anteriore si continua colla lamina terminalis. Il cuscino epifisario è molto rigonfio e anteriormente si avvanza con un diverticolo che sta sotto alle ramificazioni parafisarie posteriori. Procedendo caudalmente la lamina posteriore del cuscino epifisario grado a grado si appiattisce

e si ispessisce poi notevolmente al davanti del peduncolo dell'epifisi; questo ispessimento è dovuto prevalentemente a cellule nervose nella sua parte profonda e a scarse fibre bianche trasversali nella parte superficiale: è la commissura mista preepifisaria o commissura superiore degli autori. Lateralmente questa commissura si prolunga con due accumuli cellulari che restano sulla superficie dorsale dei talami ottici e corrispondono ai gangli dell'habenula.

E' interessante notare che dove si incontra l'orlo anteriore dell'organo parietale, questo è talmente in contatto coll'epiblasta che non è possibile differenziare le sue cellule da un semplice ispessimento epiblastico.

15. *Lacerta piccola* (lungh. 5 mm). Sezione frontale. Borocarmino.

Non si può seguire il contegno della parafisi, perchè le sezioni corrispondenti si sono guastate. — Nella prima utilizzabile si osserva il talamencefalo ricoperto dalla sottile lamina endimaria molto rigonfia (cuscino epifisario); siamo dunque al di dietro del velum. Ben presto appare l'organo parietale (fig. 13) ampio, emisferico, colla parete profonda rigonfia e colla parete superficiale piatta, leggermente concava, non pigmentata; è ricoperto dorsalmente dal solo epiblasta e da un piano semplice di cellule connettivali; profondamente è limitato da una capsula connettivale spessa. — La sua parete profonda, pluristratificata, ha, nelle cellule limitanti interne, i nuclei spinti perifericamente; nella parete dorsale piatta, i nuclei delle cellule sono invece spinti verso la faccia profonda. — Poi compare l'epifisi piriforme (fig. 14, *ep*), aperta nel terzo ventricolo, a pareti spesse, pluristratificate, con cellule internamente cilindriche ciliate, esternamente rotondeggianti; alla superficie sembra rivestita da uno straterello di sostanza bianca. L'epifisi nel contorno posteriore dell'organo parietale non è separata dal medesimo da alcuna capsula fibrosa, ma non vi è continuità; però affatto posteriormente sembra che qualche cellula dell'orlo posteriore dell'occhio parietale si mischi alle cellule epifisarie. Davanti e dietro l'epifisi esistono le commissure *mista e bianca*.

16. *Lacerta piccola* (lung. 4 mm). Sezione sagittale. Paracarmino.

L'organo parietale si trova in queste sezioni sagittali (fig. 15) in corrispondenza dell'estremità posteriore del talamencefalo sul colmo di un rigonfiamento cutaneo. Al di sopra passa la cute raddoppiata da uno straterello connettivale. L'occhio presenta evidentissima quell'inflessione della lamina cristallinica che fu già descritta in altro esemplare, in sezione frontale. — L'epifisi, corta, rigonfia a clava, parte dall'estremità posteriore della volta del talamencefalo — e presenta la



Fig. 16.

pre- e la post-commissura. — Il cuscino, che non sarebbe poi che il resto del tetto del 3° ventricolo, è rigonfiamento specialmente all'indietro ove tocca la faccia anteriore dell'epifisi. — La parafisi molto ramificata, mostra nella figura i suoi rapporti già descritti coi plessi coroidei dei ventricoli laterali, col connettivo della scissura interemisferica e col cuscino.

Nella figura si vede anche nell'estremità anteriore del pavimento del 3° ventricolo il principio dell'infundibulo che però, per l'obliquità della sezione, pare infossato dentro ad un talamo ottico. Non si trova traccia di pigmento in alcun organo.



17. *Lacerta piccola* (lungh. 8 mm). Sezioni frontali. *Paracarmino*.

Procedendo dall'avanti all'indietro si incontra per primo elemento in corrispondenza della scissura interemisferica, immediatamente contro la cute, un organo cavo, a pareti costituite da epitelio cilindrico stratificato verosimilmente ciliato, di sezione perfettamente circolare. — Al disotto, nel connettivo lasso che riempie la scissura, si trovano grossi tronchi venosi. — Più indietro compare al disotto di questo organo un

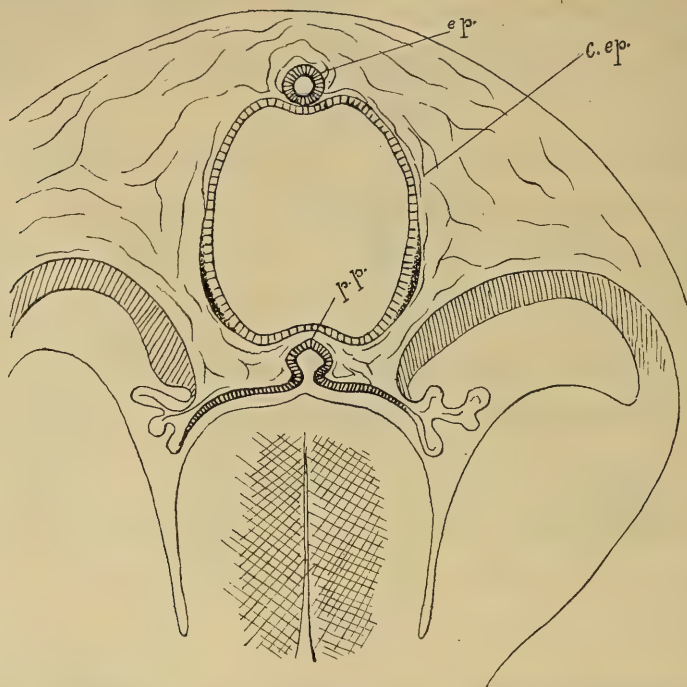


Fig. 17.

sacco epiteliale a parete monostratificata, molto irregolare poichè è foggiate a numerose ripiegature fra cui si frammischia un ricco plesso di capillari sanguigni. Questo sacco è la parafisi. Esso è esteso in senso dorso-ventrale (fig. 16) per cui, mentre col suo estremo dorsale tocca l'organo circolare dianzi menzionato, coll'estremo ventrale si accosta al fondo della scissura interemisferica. — A livello dei fori di Monro (fig. 17) noi troviamo che l'organo a sezione circolare, il quale manifestamente è tubulare perchè dura da parecchie sezioni, si è dis-

costato notevolmente dall'ectoderma e giace a immediato contatto del sacco sottostante la cui parete dorsale presenta una lieve insenatura per accoglierlo. Il sacco stesso è ora molto ampio, della forma di un grosso ellissi; le sue pareti, sempre formate da un epitelio cubico monostratificato, decorrono regolarmente senza alcuna insenatura e, nella loro superficie esterna, sono in rapporto solo con scarsi e piccoli capillari sanguigni. Nel mezzo del polo inferiore di questo sacco si osserva il peduncolo che lo congiunge col tratto di cavità ventricolare inter-

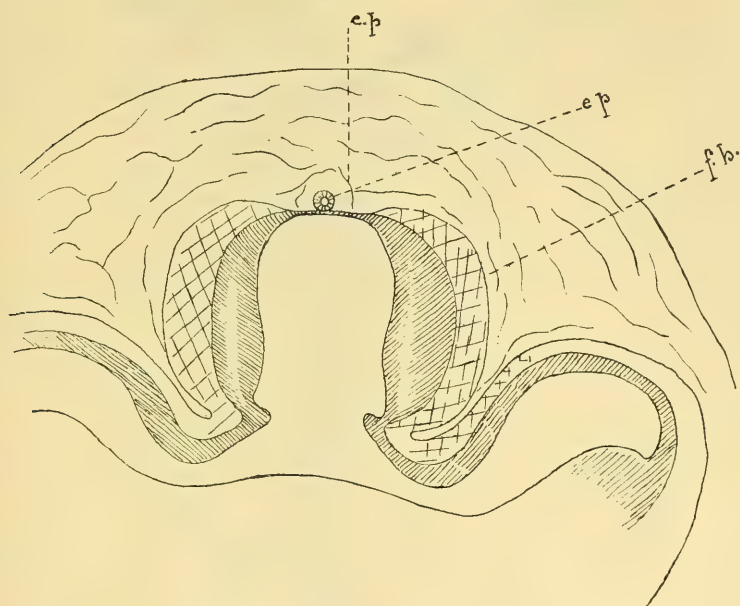


Fig. 18.

posta ai fori di Monro, cioè coll'estremo anteriore della cavità talamencefalica a livello della lamina terminalis.

Procedendo verso l'indietro si scorge il tubo epiteliale passare dalla superficie dorsale della parafisi alla superficie dorsale del cuscino epifisario su cui è adagiato (fig. 18). Infine, a livello del punto in cui gli emisferi cerebrali terminano all'indietro, si vede il tubo epiteliale aprirsi nella estremità posteriore della volta del talamencefalo (fig. 19, *ep*). Dunque in questa specie manca un organo parietale separato dall'epifisi e oculiforme; l'epifisi, nata dall'estremità posteriore del tetto del talamencefalo, ha la forma di un lungo tubo cilindrico che si dirige molto

all'avanti scorrendo dapprima sul tetto del talamencefalo, poi sulla superficie dorsale del sacco parafisario che emana dall'estremità anteriore del talamencefalo, finchè si mette in rapporto mediante un'estremità un po'rigonfia coll'ectoderma, circa a metà della lunghezza della scissura interemisferica. Per il contegno dell'epifisi e per l'assenza dell'organo parietale siamo nello stesso caso del *Cyclodus*, *Chamaeleo* e *Lyriocephalus*, e questa è una disposizione che ancora non era cono-

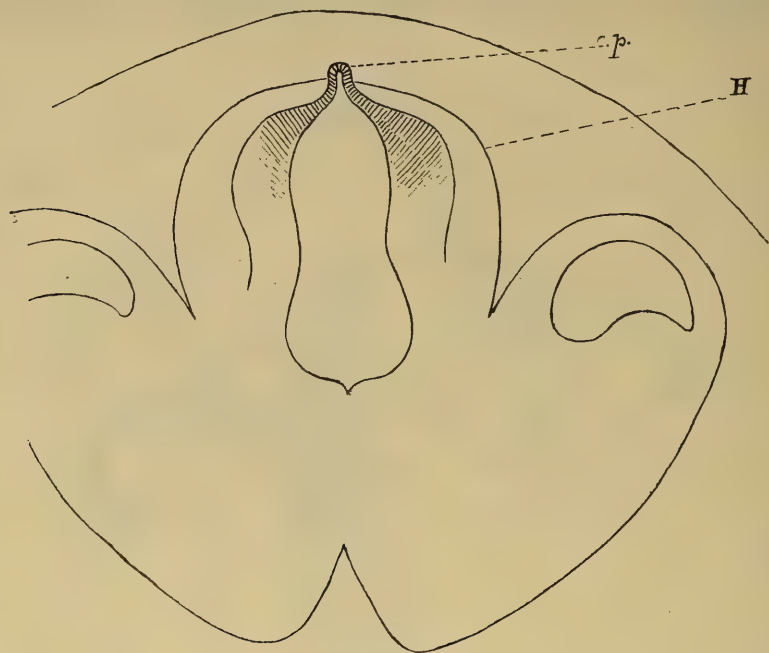


Fig. 20.

sciuta nelle Lacerte nostrali. Fra le cellule cilindriche dello strato interno della parete epifisaria si osservano specialmente verso la cavità dell'organo delle piccole e rade granulazioni pigmentarie.

### Riepilogo.

Nel riassumere i risultati delle nostre ricerche ci riferiremo a ciascun organo della volta talamencefalica separatamente.

1° *La commissura posteriore* è un fascio di sostanza bianca a direzione trasversale che passa sulla base della lamina posteriore del-





3° *L' epifisi*. Questa noi l'abbiamo sempre vista separata dall'occhio parietale. Nelle fasi più giovani essa è piriforme col peduncolo connesso coll'estremità posteriore del terzo ventricolo col cui endoneuro le sue pareti si continuano.

In questa fase di sviluppo si assomiglia molto all'epifisi dell'embrione umano. La figura 10 rappresenta la sezione della volta del talamencefalo di un embrione umano descritto dal Dr. Bertacchini [18].

Come si vede l'orlo superiore del tubo epifisario è a stretto contatto coll'ectoderma che qui si ispessisce, resta costituito da cellule più grandi e più chiare, si infossa leggermente e con un gettone cellulare si mette a contatto coll'epifisi; questa è costituita: da alte cellule cilindriche, per quanto sembra ciliate, internamente; da alcuni strati di elementi rotondi esternamente. — Ventralmente poggia su una depressione della volta talamencefalica. Manca qualsiasi accenno alla formazione di un occhio parietale conforme del resto a quanto è noto nella embriogenia degli uccelli e dei mammiferi. — In questa fase di sviluppo l'epifisi dell'embrione umano richiamerebbe perciò la disposizione permanente dell'epifisi degli Elasmobranchi e del *Cyclodus*, *Chamaeleo*, *Draco* e *Lyriocephalus*; è la disposizione primitiva di tutti i vertebrati. — Ritornando all'*epifisi* della *Lacerta*, le sue pareti, nella fase che ora consideriamo, sono pluristratificate e grosse; lo strato cellulare interno è cilindrico e a cilia vibratili. — In queste fasi giovani di sviluppo l'estremità libera dell'epifisi è vicinissima all'occhio parietale che è sempre in ogni fase da noi vista, in contatto colla cute.

Fra occhio parietale e epifisi non vi è però nessuna continuità di elementi istologici; anzi nel maggior numero dei casi si può già discernere fra essi un tramezzo connettivale. In fasi più avanzate (fig. 7 e 8) l'occhio parietale si discosta notevolmente dall'epifisi spostandosi verso l'avanti, spostamento che dipende nello stesso tempo dall'accrescimento della parete craniana e dall'accrescimento dell'encefalo specialmente del prosencefalo che spinge il talamencefalo e l'epifisi all'indietro.

In questo momento l'estremità distale dell'epifisi è assai lontana dall'occhio parietale (v. fig. 7).

Più avanti però sembra che l'epifisi si allunghi per accrescimento

attivo. Infatti essa non solo arriva a toccare la parete craniana, ancora molto all'indietro dell'occhio parietale, ma col suo estremo distale si dirige all'avanti rasentando la faccia profonda della parete craniana e dirigendosi verso l'occhio parietale da cui resta separata dal punto di contatto della parafisi col cranio. Procedendo nello sviluppo, la parafisi abbandona la parete craniana e l'epifisi si spinge ancora più verso l'avanti fino ad arrivare quasi a contatto coll'occhio parietale. Noi non abbiamo mai visto un nervo o un cordone di parenchima collegare l'estremo distale dell'epifisi coll'occhio parietale, come non abbiamo visto altri nervi che colleghino l'occhio parietale con altri punti del talamencefalo. Abbiamo bensì visto un cordone fibroso staccarsi dalla punta dell'epifisi, ma questo cordone era un prolungamento della capsula connettiva dell'epifisi e passava sotto l'occhio parietale (fig. 8).

Nella costituzione delle pareti dell'epifisi oltre agli strati cellulari, continuazione dell'ependima del talamencefalo, entrano nelle fasi giovani di sviluppo anche fasci superficiali di sostanza bianca, che nell'epifisi più avanzata non si vedono più.

Nelle fasi giovani di sviluppo l'epifisi non presenta pigmento, nelle avanzate ne presenta a livello dell'estremo libero delle cellule cilindriche interne.

L'estremo libero dell'epifisi quando s'approssima all'occhio parietale è poi avvolto da una buccia connettiva molto pigmentata. — Nelle fasi giovani di sviluppo le cellule cilindriche dello strato interno ci sono sembrate ciliate, nelle fasi avanzate sono coperte da grumi di sostanze coagulate e nel loro protoplasma appaiono goccioline che accennerebbero a fatti secretivi.

3° *Occhio parietale.* Abbiamo già parlato dei rapporti topografici dell'occhio parietale rispetto all'epifisi. Esso nelle fasi giovani di sviluppo è anche in rapporto, colla sua superficie profonda, coll'estremità della parafisi. Ma poi questo rapporto cessa. Di occhi parietali noi abbiamo scorto tre tipi. — Un primo tipo molto appiattito fin da principio e fortemente incurvato in totalità in modo da avere il lato concavo rivolto all'encefalo e il lato convesso in contatto intimo colla cute (v. fig. 5 e 12). Questo tipo è proprio della specie *viridis*. Questa fase era finora sfuggita all'attenzione degli embriologi.

Nel seguito dello sviluppo questo incurvamento si attenua, ma l'appiattimento resta. Nelle fasi avanzate la lamina retinica sembra atrofizzarsi, mentre la cristallinica persiste.

Un secondo tipo, ampio, molto vescicolare, di forma emisferica, cioè con la lamina cristallina, rivolta all'ectoderma, piatta, la lamina retinica semicircolare nelle sezioni. Fra la lamina cristallinica e l'ectoderma resta una leggera fessura piano-convessa. Nel seguito dello sviluppo la parte cristallinica si trasforma, per l'allungamento delle sue cellule, in cristallino, col che la cavità interna diminuisce molto di diametro; è il tipo comunemente descritto degli autori ed è proprio delle speci piccole.

Un terzo tipo, che, al pari del primo, non abbiamo trovato descritto nelle nostre ricerche bibliografiche, è pure ad ampia cavità, ma colla lamina cristallinica fortemente introflessa dentro la lamina retinica. Perciò fra la superficie cristallinica esterna e la cute, che vi passa sopra a cupola, resta un ampio spazio biconvesso. Non abbiamo potuto seguire il destino di questo tipo nell'adulto. L'abbiamo riscontrato in quattro individui di specie piccole, una volta su sezioni sagittali, due volte in sezioni frontali e una su sezioni parallele al vertice craniano.

Oltre a questi tre tipi di occhio parietale libero, abbiamo anche trovato in una *Lacerta* piccola un quarto tipo analogo a quello descritto da Spencer in *Chamaeleo*, *Draco*, *Cyclodus*, *Lyriocephalus*, e da altri autori nei Ciclostomi e negli Elasmobranchii.

Vale a dire, non esiste occhio parietale libero; è l'estremo distale stesso dell'epifisi, molto lunga e tubulare, che rigonfiandosi si dispone, molto anteriormente, subito sotto la cute. Anche questa disposizione non era ancora stata descritta per il genere *Lacerta*.

Perciò in questo piccolo gruppo delle *Lacerte* nostrane non solo abbiamo trovato tutti i tipi descritti degli autori nel vasto ordine dei Sauri, fra i quali uno, quello caratteristico del *Cyclodus* e che richiama la disposizione delle Lamprede, non ancora descritto per le *Lacerte*; ma abbiamo anche osservato due fasi embrionali che erano sfuggite all'attenzione degli embriologi, quelle cioè corrispondenti al nostro I e III tipo, delle quali l'ultima presenta un certo interesse richiamando una disposizione tipica degli occhi pari dei vertebrati.

Interessanti sono i rapporti dell'occhio parietale colla cute. Nelle fasi giovani l'o. p. è tanto intimamente connesso coll'ectoderma che sembra confondersi con esso; poscia al disopra di esso passa il derma cutaneo; in seguito il pericondrio che occlude il foro parietale. Nulla per ciò parla nelle nostre osservazioni in favore dell'asserzione di Staderini che nelle fasi giovani ha visto l'occhio parietale abbassarsi fino a contatto della volta talamencefalica per provvedersi quivi di un nervo; nè possiamo aderire a quella di Spencer che sostiene che l'occhio parietale, situato nel foro parietale, è sempre a contatto col derma cutaneo. Per lui l'occhio parietale è un organo estracranico; per noi in tutte le specie osservate è extracranico nelle fasi giovani, intracranico nelle fasi avanzate di sviluppo.

Riguardo alle sue pareti, queste sono nella porzione retinale pluristratificate collo strato interno cilindrico, gli strati esterni rotondeggianti. Il cristallino ci è sembrato sempre monostratificato, il suo spessore essendo dato semplicemente dalla grande altezza che le sue cellule acquistano. Nelle prime fasi retina e cristallino sono privi di pigmento, ma poi la retina ne viene invasa. Il Dr. Bertacchini osservò l'anno scorso un occhio parietale embrionale di *Lacerta* di specie piccola in cui le cellule cilindriche della regione retinica erano distintamente ciliate.

Disgraziatamente non abbiamo potuto rinvenire il preparato per farlo disegnare. Nei preparati allestiti quest'anno, in alcuni casi vi è accenno di cilia sulla porzione retinica ma non tanto distinte da poterne affermare l'esistenza.

Riguardo al contenuto, dentro all'occhio parietale non abbiamo trovato altro che qualche filamento di sostanza coagulata o qualche straterello raggrumato sulla retina, più raramente sul cristallino. Manca la presenza di un corpo vitreo quale si osserva negli occhi vesiccolari dei Molluschi Cefalopodi. Questo conferma l'opinione espressa lo scorso anno dal Dr. Bertacchini in un suo lavoro sulla genesi del corpo vitreo dei vertebrati. Egli fa derivare questo umore dalle cellule vitree, emigrate dai vasi del vitreo; e l'umore si produce sia per secrezione, sia per trasformazione diretta del loro protoplasma (clasmatosi). Egli appoggiava la sua opinione sul fatto che in quei tipi di occhio di vertebrato in cui non è possibile l'immigrazione di cellule mesen-



chimatiche dentro la cavità oculare il vitreo non si forma. Infatti nella cavità dell'occhio parietale che strutturalmente corrisponde a una vescica ottica primaria, manca un vero vitreo. Per la comparazione istologica poi del vitreo degli occhi pari dei vertebrati con quello degli occhi dei molluschi cefalopodi manca a questi ultimi un dato essenziale perchè la comparazione sia possibile: vale a dire la presenza dei vasi e delle cellule vitree. Non è d'uopo che qui si dica espressamente come noi non abbiamo mai trovato l'occhio parietale connesso con un nervo; questo risulta dalla descrizione già fatta. Neppure abbiamo mai trovato questo organo in continuità coll'epifisi. Non neghiamo però che questo possa succedere in fasi precoci, anzi propendiamo ad ammetterlo.

Un altro fatto interessante che riguarda l'occhio parietale è il distacco, da molti autori descritto come tipico per certe specie e da noi riscontrato in due casi, della retina dal cristallino. Questo noi l'abbiamo osservato nella nostra fase embrionaria più avanzata di *Lacerta viridis*; ma siccome in fasi più precoci la continuità fra le due regioni esisteva evidentissima e che col progredire dello sviluppo la porzione retinale, invasa da pigmento, degenera, riteniamo che questo distacco sia solo secondario e rappresenti un fatto degenerativo.

5° *Commissura superiore*. Questa consta anzitutto di una lamina grigia che connette i due talami ottici a livello della loro estremità posteriore nei punti ove risiedono i gangli dell'*habenula* e di una lamina bianca più superficiale proveniente dagli strati bianchi intermedi dei talami ottici. — Proponiamo di chiamarla *commissura mista pre-epifisaria*.

6° *Cuscino epifisario*. Questo nome è abbastanza adatto perchè realmente contro la sua faccia posteriore poggia in certe fasi di sviluppo il tubo epifisario. Esso non è che la totalità dell'ependima dorsale del terzo ventricolo, interposto fra il velum e l'epifisi, molto sollevato a volta in certe fasi di sviluppo. Posteriormente esso si continua coll'intermezzo della commissura mista colla parete anteriore dell'epifisi. Da prima (fig. 15) si presenta nelle sezioni sagittali come un sollevamento della volta talamencefalica, piuttosto basso verso l'avanti, più alto verso l'indietro, fino a raggiungere quasi l'altezza dell'epifisi che non è ancora molto lunga. In questo ultimo luogo la cupola del cuscino è sinuosa

per introflessioni ed estroflessioni avvolte da connettivo vascolarizzato, mentre anteriormente la sua parete endimale decorre uniformemente.

— La lamina del cuscino epifisario anteriormente dove si continua colla lamina posteriore della parafisi, presenta una introflessione diretta profondamente e caudalmente, la quale è il *velum* di cui si terrà parola più avanti. Come risulta dall'osservazione della figura 15, il cuscino è da prima molto esteso in senso cranio-caudale e piuttosto basso, specialmente nella sua parte anteriore. — Procedendo nello sviluppo esso si accorcia in senso longitudinale, mentre guadagna di altrettanto in altezza; ciò è dovuto certamente al fatto che gli emisferi cerebrali accrescendosi rapidamente verso l'indietro comprimono gli organi della volta talamencefalica e li spingono verso l'indietro. Nella figura 7 noi vediamo il cuscino epifisario della forma di un sacco acuminato, strettamente addossato alla faccia frontale dell'epifisi e compresso fra questa e la parafisi. — Il suo apice si incunea fra le estremità libere dell'epifisi e della parafisi che entrambe toccano la volta cranica e si toccano fra loro. — In fasi più avanzate il cuscino torna a diminuire d'altezza, ma noi non abbiamo potuto seguirne il destino definitivo, sebbene sia ovvio pensare che esso resti nell'adulto come endima della volta del 3° ventricolo immediatamente sottoposto alla tela coroidea. — Nella fase di sviluppo da noi osservata, il cuscino è avvolto da una lamina connettivale vascolarizzata comune, a quanto pare, coll'epifisi. — La parete del cuscino non è mai stratificata ed è formata da cellule cubiche.

7° *Velum*. Abbiamo riscontrata questa formazione come una profonda e stretta introflessione dell'endima del tetto del 3° ventricolo, situata molto all'avanti, nel limite fra il cuscino epifisario e la parafisi; cosicchè questa introflessione sembra, ed è realmente, formata dall'affondarsi della lamina anteriore del cuscino che poi riflettendosi e risolvendosi si continua colla parete posteriore della parafisi. — In generale gli autori descrivono questo organo come in rapporto colla formazione dei plessi sanguigni. — D'Erchia [13] ammette che da esso si originino i plessi coroidei destro e sinistro; il Galeotti ha riscontrato che dal *velum* si forma un post-plesso; Minot, il quale ha descritto assai bene il *Velum* negli Elasmobranchi, pensa che esso dia origine al — supraplexus — degli osservatori americani, il quale circonda la

parafisi. — Noi abbiamo riscontrato che nel suo estremo libero profondo, dove la lamina del cuscino si riflette e si continua nella lamina posteriore della parafisi, l'ependima si assottiglia notevolmente; le cellule della parete del cuscino, e quelle della parafisi, che sono cubiche, nel punto in cui si avvolgono sull'orlo del *velum* diventano molto piatte; esternamente ad esse, vale a dire nell'insenatura che resta come fondo cieco della riflessione del velum, noi abbiamo trovato un fascio di fibre bianche trasversali, cosicchè noi dobbiamo credere che nel fondo del velum esista una commissura che proponiamo di chiamare, *commissura bianca anteriore o velare*. — Ignoriamo quale sia il suo destino definitivo. Pensiamo che è possibile che dopo la riduzione e la scomparsa della parafisi, questa commissura trasversale che noi abbiamo trovato sempre più sviluppata negli embrioni avanzati che nei giovani, possa trovarsi al davanti della *lamina terminalis* o lamina supraneuroporica che chiude frontalmente il terzo ventricolo e costituire la commissura bianca anteriore del terzo ventricolo dell'adulto.

*Parafisi.* Questo è un organo che dalle nostre osservazioni risulta di morfologia piuttosto complessa. Dagli AA. è stato variamente interpretato — Béraneck, D'Erchia, Selenka, e Minot credono che essa appartenga morfologicamente al telencefalo. His pensa invece che essa sia l'organo più anteriore che si forma dalla volta del talamencefalo, Galeotti ritiene che si origini nel limite fra talamencefalo e telencefalo. Selenka e Francotte la ritengono il reliquato di una antica vescicola acustica impari, omologa alla vescicola acustica della larva d'Ascidia. — Per Minot è di natura glandulare. — Noi abbiamo trovato la parafisi come una evaginazione dorsale dell'estremo frontale (anteriore) del 3° ventricolo; la sua parete anteriore si continuerebbe perciò in basso colla lamina terminalis. La sua parete posteriore si continua in basso colla lamina anteriore del velum; lateralmente le sue pareti in basso si flettono dentro ai fori di Monro (v. fig. 6) rivestono la faccia inferiore dei plessi coroidei.

La parte libera della parafisi l'abbiamo trovata molto sviluppata anche nei più giovani dei nostri embrioni, talchè la riteniamo un organo precoce. — Essa ha la forma di un sacco molto allungato che da prima arriva sempre molto a contatto colla cute e poi colla



parete craniana. — Il suo estremo libero (dorsale) è rigonfio ed è notevole pel fatto che manda lunghe digitazioni tubulari all'avanti e all'indietro. Le prime si dirigono nella scissura interemisferica; le seconde scorrendo al di sopra del cuscino, verso l'epifisi con cui si mettono a contatto. — Abbiamo trovato in due casi tracce di una comunicazione della parafisi coll'ectoderma il che ci farebbe pensare che la parafisi rappresenti in una fase precoce di sviluppo il neuroporo anteriore. — Le digitazioni di questo organo sono abbracciate da un connettivo molto vascolarizzato. Negli embrioni più avanzati, questo organo è notevolmente ridotto e col suo estremo distale non tocca più la parete craniana. Infatti negli embrioni più avanzati di *Lacerta viridis* non abbiamo trovato che tracce del suo estremo distale. — Dall'esame delle sezioni sagittali, in cui al davanti dell'estremo superiore dell'epifisi si vedono delle parti parafisarie mentre nelle sezioni frontali a livello del luogo d'origine della parafisi non si scorge più nulla, bisogna concludere che in questo organo il peduncolo prossimale si atrofizza presto e scompare mentre la sua parte distale vescicolare e ramificata resta aderente alla faccia anteriore dell'epifisi. Ignoriamo se nella epifisi adulta restino tracce di questa doppia composizione che abbiamo riscontrata negli embrioni; ma ad ogni modo questa disposizione potrebbe spiegare il fatto rinvenuto da taluno che l'epifisi riceve due nervi. È per la riduzione e per la scomparsa del peduncolo della parafisi che pensiamo che la commissura bianca velare possa finire per trovarsi al davanti della lamina terminalis come si comprenderà agevolmente osservando la figura 7 e pensando che da questa scompaia il tubo parafisario; è evidente che allora il fascio bianco della commissura velare si troverà immediatamente al disopra della lamina terminalis. — Nei giovani embrioni la parafisi è molto distante dall'epifisi (fig. 14); ma in seguito allo sviluppo, per quella specie di *refoulement* che gli organi dorsali del talamencefalo subiscono in causa dello spingersi all'indietro degli emisferi essa si trova compressa contro il cuscino e l'epifisi (fig. 7) tantocchè Spencer, che pure è un valente osservatore, ha potuto scambiare il complesso di questi tre organi per la sola epifisi. Le pareti della parafisi sono sempre monostratificate a cellule cubiche. Vi è sempre perciò questa notevole differenza fra



la struttura delle pareti dell'epifisi e dell'occhio parietale da una parte a quelle del cuscino e della parafisi dall'altra. — Le prime sono pluristratificate a epitelio cilindrico stratificato, le seconde monostratificate a epitelio cubico.

### Interpretazioni.

Su questo argomento ci riserviamo di parlare più ampiamente dopo fatte ulteriori osservazioni su fasi più giovani e su adulti. Abbiamo già accennato all'interpretazione da noi data alla commissura superiore (la nostra commissura mista preepifisaria) e al velum (per noi commissura bianca velare). Questi due organi non rappresenterebbero che una sistema commissurale fra i due antimeri encefalici. Se essi si trovano in fondo a profonde depressioni, ciò non avviene perchè queste depressioni o introflessioni avvengano attivamente, ma bensì perchè restano passivamente prodotte dall'allungarsi attivo verso l'alto della parafisi, del cuscino e dell'epifisi. Esse corrispondono adunque al piano dorsale primitivo del telamencefalo o press'a poco. — Riguardo alla *derivazione* o meno dell'occhio parietale dall'epifisi non abbiamo argomenti sicuri per pronunciarci, essendoci mancate le fasi più precoci. — L'analogia di struttura delle pareti di questi due organi ci farebbe inclinare per il sì, ma il fatto d'aver sempre trovato l'occhio parietale in intimo rapporto coll'ectoderma prima, colla cute poi, e infine colla parete craniana, ci farebbero dubitare di questa derivazione dell'occhio parietale dall'epifisi.

I diversi rapporti topografici dell'occhio parietale coll'epifisi, alla quale il primo da principio è vicino, poi se ne discosta, per tornarne infine quasi a contatto; rapporti non ancora accennati dagli AA. li spiegheremmo nel seguente modo. Da prima l'occhio parietale è vicino alla sommità dell'epifisi, sia perchè esso ne deriva dall'estremità staccata, sia perchè per la scarsa quantità di mesenchima periencefalico le pareti craniane sono molto vicine all'encefalo.

In seguito l'occhio parietale si discosta dall'epifisi perchè l'accrescersi del mesenchima discosta dall'encefalo la parete craniana alla quale l'occhio parietale aderisce, mentre l'epifisi per lo stesso fatto resta lontana dalla parete craniana e nello stesso tempo per l'accrescersi

verso l'indietro del telencefalo è spinta verso l'indietro. — Ma poi per il suo attivo accrescimento essa si allunga, raggiunge la parete craniana, si piega al disotto di essa verso l'avanti e torna ad accostarsi all'occhio parietale. Resta da indagare il perchè l'epifisi accrescendosi si rifletta colla sua estremità distale verso l'avanti mentre il suo peduncolo si dirige caudalmente. — Vi sono due ragioni che possono spiegare questo fatto: da una parte verso l'indietro si trova la parete anteriore del mesencefalo e la sommità del mesencefalo che si oppongono ad un accrescimento in questa direzione; dall'altra parte l'epifisi può essere guidata verso l'occhio parietale da un astuccio connettivale comune che resta anche dopo l'allontanamento di questi due organi a congiungerli e di cui noi abbiamo visto tracce evidenti nelle sezioni sagittali rappresentate dalla figura 8. In questa figura si vede un fascio connettivale, dipendenza della capsula dell'epifisi, partire dall'apice di questa e raggiungere l'occhio parietale. Qui veramente esso non abbraccia l'organo ma gli passa semplicemente al disotto il che non impedisce che questo fascio connettivale non possa servire di guida alla direzione dell'accrescimento epifisario. Rispetto al *significato* dell'occhio parietale propendiamo anche noi a crederlo un organo sensoriale. La sua posizione dapprima affatto superficiale in rapporto col l'ectoderma, il suo progressivo affondarsi per trovarsi infine al disotto del pericondrio o del periostio della parete craniana, mentre nello stesso tempo la sua struttura istologica e la sua forma degenerano, il restare beanti le pareti craniane in corrispondenza della sua posizione giacchè in corrispondenza del foro parietale la cartilagine craniana embrionale e più avanti l'ossificazione craniana si arrestano e il foro parietale è chiuso solo dal loro pericondrio o periostio; infine, il riscontrarsi nei sauri estinti dell'epoca secondaria molto più sviluppato che al presente il foro parietale si che nell'*Antrachosaurus* la cute e l'epidermide si arrestavano sul suo contorno tanto che l'occhio parietale doveva in questo rettile essere completamente allo scoperto; tutte queste ragioni fanno sì che ci sembri che l'occhio parietale non possa essere stato mai altra cosa che un organo destinato a percepire le impressioni termiche o luminose.

Oltre a ciò il differenziarsi delle sue pareti in una regione rasso-

migliante alla lente cristallina dell'occhio pari dei vertebrati e in una rassomigliante alla retina del medesimo, parlano in favore dell'ipotesi che questo organo dovesse ricevere irradiazioni eterree; mentre poi quella marcata introflessione del suo polo superficiale dentro al polo profondo, che noi abbiamo osservato in tre esemplari della stessa specie, presenta una grande analogia col processo di invaginazione pel quale la vescicola ottica primitiva degli occhi pari dei vertebrati si trasforma nella vescicola ottica secondaria o retinale. Il risultato del processo è veramente molto diverso nei due casi, in quanto che negli occhi pari il foglietto invaginato diventa la retina mentre nell'occhio parietale diventa il cristallino. Ma questa diversità di struttura e di formazione sappiamo che in moltissimi casi non distrugge l'omologia. Anche l'anatomia comparata delle specie attualmente viventi ci conforta in questa opinione. Nella larva d'Ascidia e in quella delle Salpe noi troviamo un occhio impari situato al lato dorsale del tubo nervoso poco all'indietro del neuroporo anteriore. In quest'occhio veramente il cristallino ha origine diversa da quella che ha la regione cristallinica dell'occhio parietale dei sauri. Ma questa diversa derivazione può essere interpretata come un adattamento secondario. — Fino a prova in contrario si può dunque ritenere con sufficiente verosimiglianza che l'organo parietale dei rettili sia una sopravvivenza dell'occhio impari dorsale dei progenitori del vertebrati (Urocordi).

Dal punto di vista *strutturale* riteniamo che l'occhio parietale dei sauri, corrisponda all'occhio dei molluschi cefalopodi. E' bensì vero che nei primi il cristallino è cellulare, mentre nei secondi è cuticolare o di origine secretiva, ma è altrettanto vero che questo cristallino amorfo dei molluschi è una derivazione, per trasformazione e per secrezione, delle cellule del polo superficiale della vescicola ottica che per posizione e per destino corrisponde alle cellule del polo superiore dell'occhio parietale.

Riguardo alla parafisi ci pare possa precisarsi il suo luogo d'origine. Essa ha il suo orifizio in corrispondenza dell'estremità anteriore del tetto del 3° ventricolo, in modo tale che il labbro frontale del medesimo è formato dalla *lamina terminalis*.



Questo organo si svilupperebbe perciò sull'area del neuroporo anteriore del quale si può considerare come un derivato.

Se si pensa ai due casi in cui abbiamo trovato una connessione fra l'estremo distale della parafisi tubulare coll'ectoderma, e più precisamente a quello in cui la parafisi si apre liberamente nel fondo di una fossetta cutanea, non si stenterà a trovare in questa disposizione una notevole rassomiglianza col primitivo neuroporo anteriore. Questo rapporto coll'ectoderma è però molto effimero e ben presto la parafisi se ne libera, mentre viene sospinta all'indietro dall'accrescersi degli emisferi in modo da trovarsi applicata contro il cuscino epifisario e contro l'estremità distale dell'epifisi. — Si è già detto che la parafisi è molto ramificata e che mentre alcune delle sue ramificazioni si dirigono all'avanti, altre si dirigono all'indietro, sotto l'occhio parietale e contro l'epifisi. — Non ci farebbe meraviglia che appunto le sezioni delle estremità di qualcuna di queste ramificazioni tortuose fossero state scambiate da qualche osservatore (Duval e Kalt [17], Carriere [12], Leydig [46], Prenant [53]), per occhi parietali accessori. — In qualche caso ci è sembrato di vedere che l'estremo di queste ramificazioni, può staccarsi per strozzamento e in questo caso la rassomiglianza con un occhio parietale accessorio sarebbe più evidente. La struttura è però diversa perchè queste vescicole parafisarie sono sempre monostratificate e non presentano differenze in zona retinica e cristallinica, appunto come gli autori descrivono per gli occhi parietali accessori. — Per noi questi così detti occhi parietali accessori non hanno la minima omologia coll'occhio parietale; tutto al più possono presentare qualche analogia strutturale col medesimo. Quello che abbiamo potuto riscontrare è la rapida evoluzione regressiva della parafisi della quale abbiamo già parlato. E' per questa riduzione della parafisi che noi pensiamo che nelle ultime fasi dello sviluppo la duplicatura del velum si distenda formando un tutto uniforme colla lamina terminalis e che la commissura bianca velare passi al davanti della lamina terminalis stessa rimanendo nell'adulto come commissura bianca anteriore del terzo ventricolo.

Se la parafisi sia stata un organo di senso non ci sentiamo di poter discutere. — Nei sauri da noi osservati, si può dire tutt'al più



che nella sua regione distale ramificata e riccamente abbracciata da reti capillari, presenta una grande analogia colle cosiddette glandole vascolari sanguigne, quali la glandola carotidea e coccigea.

Questo però non vuol dire che atavicamente essa non possa essere stata un organo sensorio derivante dal neuroporo anteriore e precisamente una vescicola acustica omologa a quella impari della larva d'ascidia colla quale collima per derivazione morfogenetica. — Ma, come si è detto, ci mancano argomenti di osservazione per discutere questo punto.

Infine per ciò che riguarda le *funzioni secretive* attribuite da alcuni A. (Galeotti, Minot ecc.) agli organi della volta talamencefalica, è a dirsi che noi non abbiamo rivolta la nostra attenzione e la nostra tecnica sulla questione. Però, mentre escludiamo questa funzione per l'occhio parietale, per gli altri organi la riteniamo probabile, perchè abbiamo infatti visto fenomeni di indole secretoria nell'epitelio del cuscino della parafisi e, specialmente, dell'epifisi. Con questi risultati del resto non riteniamo esaurita l'astrusa questione della genesi e del significato degli organi dorsali talamencefalici; essi non rappresentano per noi che un incoraggiamento a proseguire nelle osservazioni e nelle ricerche, perchè sebbene non di grande importanza, ci sono sembrati tuttavia degni di nota in un campo tanto ristretto, quanto è quello delle Lacerte nostrali, e, d'altra parte, stato già percorso da così valenti osservatori.

---

Sento il dovere di porgere vivi ringraziamenti al chiarissimo mio Maestro Prof. Cav. Giuseppe Sperino, Direttore dell'Istituto Anatomico, per aver permesso a me di compiere le presenti ricerche agevolandomi in ogni modo il lavoro.

## Fonti.

---

1. Ahlborn, J. v., Über die Bedeutung der Zirberdrüse. Zeitschr. f. wiss. Zoologie. Bd. 40. 1884.
2. Balfour e Parker, On the structure and development of Lepidosteus. Phil. Trans. Pt. II. 1882.
3. Beard, J., The parietal eye in Fishes. Nature 87. July 14. 1887.
4. — Morphological studies I. The parietal eye of the Cyclostome Fishes. Quarterly Journal of microscop. Science. N. S. Vol. 29. 1888.
5. Béranek, Ed., Über das Parietalauge der Reptilien. Jenaische Zeitschr. f. Naturwissenschaft. Bd. 21. N. F. Bd. 14. 1887.
6. — L'individualité de l'œil pariétal. Répons à M. de Klinkowström. Anat. Anz. 8. Bd. 1892.
7. — Contribution à l'embryogénie de la glande pinéale des Amphibiens. Revue suisse de zoologie. T. I. 1893.
8. Bertacchini, P., Descrizione d'un embrione umano lungo 5 mm. Modena, Tipografia Vincenti 1896. — Sviluppo del corpovitreo nei Mammiferi; Internation. Monatsschrift 1903.
9. Braem e Gaupp, Epiphysis und Hipophysis von Rana. Zeitschr. f. wissensch. Zoologie. Bd. 63. 1898.
10. Brandt, Medizinische Zoologie.
11. Burckhardt, R., Das Centralnervensystem von Protopterus annectens. Berlin. 1892.
12. Carrière, J., Neuere Untersuchungen über das Parietalorgan. Biolog. Centralbl. Bd. IX. 1889.
13. D'Erchia, Contributo allo studio della volta del cervello intermedio e della regione parafisaria in embrioni di pesci e di mammiferi. Monit. Zool. ital. anno VII. 1896. fasc. 3—5. 1896.
14. De Graaf, H. W., Zur Anatomie und Entwicklung der Epiphyse bei Amphibien und Reptilien. Zool. Anz. 9. Jahrg. 1886.
15. — Bydrage tot dé Kennis van den Bouw en de outwikheling der Epiphyse by Amphibien en Reptilien. Leiden. 1886.
16. Dugés, Memoire sur les espèces indigènes du genre Lacerta. An. Nat. 1829. tom XVI. 1829.
17. Duval et Kalt, Des yeux pinéaux multiples chez l'Orvet. Comptes rendus de la Soc. de Biolog. 1889.
18. Edinger, Lezioni sulla struttura degli organi nervosi centrali dell'uomo e degli animali. Traduzione italiana. Milano 1897.
19. Ehlers, Die Epiphyse am Gehirn der Plagiostomen. Zeitschr. f. wissensch. Zool. tom. XXX. supplement. 1878.

20. Eycleshymer, A. C., Paraphysis and Epiphysis in Amblystoma. Anat. Anz. VII. Jahrg. 1892.
21. — e Davis, The carby development of the Epiphysis and Paraphysis in Amia. Journ. of comp. Neurolog. 1897. Vol. VII n. 1. 1897.
22. Francotte, P., Recherches sur le développement de l'épiphyse. Arch. de biologie. T. VIII. 1888.
23. — Note sur l'oeil pariétal, l'épiphyse, la paraphyse et les plexus choroides du troisième ventricule. Bull. de l'Acad. royale etc. d. Belg. 3. Serie. T. 27. 1897.
24. — Contribution à l'étude de l'oeil pariétal, de l'épiphyse et de la paraphyse chez les Lacertiliens. Mémoires couronnés et mémoires des savants étrangers, publ. p. l'Acad. royale des sciences, des lettres et des Beaux-arts de Belg. T. 55. 1896.
25. Galeotti, Studio morfologico ecitologico della volta del diencefalo in alcuni vertebrati. 1897.
27. Goette, Entwicklungsgeschichte der Unke (Bombinator igneus). Leipzig. 1875.
28. Gottsche, C. M., Vergleichende Anatomie des Gehirns der Grätenfische. Müllers Archiv. 1835.
29. Gaupp, E., Eckers und Wiedersheims Anatomie des Frosches. Auf Grund eigener Untersuchungen durchaus neu bearbeitet. II. 1. Lehre vom Nervensystem. Braunschweig. 1897.
30. — Zirbel, Parietalorgan und Paraphysis. 1898.
31. Hanitsch, R., On the pineal eye of the young and adult *Anguis fragilis*. Proceedings of the Zoological Society Liverpool. Vol. III. 1888.
32. Herrick, Contributions to the comparative Morphology of the central nervous system. Journ. of comp. Neurol. Vol. III, 1893.
33. Hill, Ch., Developpement of the Epiphysis in *Correogonus albus*. Journal of Morphology. Vol. V. 1891.
34. — The epiphysis of Teleost and Amia. Journ. of Morphology. Vol. IX. 1894.
35. His, W., Zur allgemeinen Morphologie des Gehirns. Arch. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abtlg. 1892.
36. Hoffmann, C. K., Weitere Untersuchungen zur Entwicklung der Reptilien. Morph. Jahrb. Bd. XI. 1885.
37. — Reptilien III. Schlangen und Entwicklungsgeschichte der Reptilien. Bronns Klassen und Ordnungen VI. 3. Leipzig. 1890.
38. Holt, E. W., Observations upon the development of the Teleostean brain with especial reference to that of *Clupea harengus*. Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. u. Ontogenie der Tiere. Bd. IV. 1891.
39. Humprey, O. B., On the brain of the snapping turtle (*Chelydra serpentina*). Journ. of comparative neurology. Vol. IV. 1894.
40. Kinsburg, B. F., The encephalic evaginations in Ganoids. Journ. of comparative Neurology. Vol. VII. 1897.
41. Klinckowström, A., Le premier développement de l'oeil pariétal, l'épiphyse et le nerf pariétal chez *Iguana tuberculata*. Anat. Anz. Jahrg. VIII. 1893.
42. Korschelt, M., Über die Entdeckung eines dritten duges bei Wirbeltieren. Kosmos 1886. 3. cahier. 1886.
43. Kupffer, C., Studien zur vergleichenden Entwicklungsgeschichte des Kopfes der Kranioten. Heft 1. Die Entwicklung des Kopfes von *Acipenser* Sturio. München. 1893.

44. Legge, F., Sullo sviluppo dell'occhio pineale del *Gongilus ocellatus* Forsk. Boll. R. Accad. med. Roma, Anno 22, 1896—97. Fascicolo 4/5. 1897.
45. Leydig, J., Über Organe eines sechsten Sinnes, zugleich ein Beitrag zur Kenntnis des feineren Baues der Haut bei Amphibien und Reptilien. Nova acta Acad. Leopold. Carol. Vol. 34. 1868.
46. — Das Parietalorgan der Reptilien und Amphibien. Frankfurt a. M. Abhdlg. herausg. v. d. Senckenberg. Naturf. Ges. Bd. 16. H. 2. 1890.
47. — Zur Kenntnis der Zirbel und Parietalorgane. Mit 4 Taf. Abhdlg. Senckenberg. Ges. 19. Bd. 1896.
48. — Zirbel und Jacobsonsche Organe einiger Reptilien. Arch. mikr. Anat. Bd. 50. 1897.
49. Locy, W. A., The derivation of the pineal eye. Anat. Anz. Bd. 9. Nr. 5 u. 6 (93). Nachtrag zu diesem Aufsatz. Ibid. Nr. 7. 1894.
50. Milne, E., Recherches zoologiques pour servir à l'histoire des hégards. An. Sc. Nat. 1829. Tom. XVI. 1829.
51. Minot, C. S., On the morphology of the pineal region, based upon its development in ocanthias. From the Embryological Laboratory of the Harvard Medical School. 1902.
52. Owsjannikow, Ph., Über das dritte Auge bei *Petromygon fluviatilis* nebst einigen Bemerkungen über dasselbe Organ bei anderen Tieren. Mémoires de l'académ. imper. d. sciences de St. Petersburg VII. Ser. T. XXXVI. 1888.
53. Prenant, A., Des yeux parietaux accessoires d'*anguis fragilis* sous le rapport de leur situation, de leur nombre et de leur formation. Bibliogr. anat. II. 1893.
54. — Region piroal et Paraphyse. Elements d'Embryologie. Paris. 1896.
55. Rabl-Rückhardt, H., Zur Bedeutung und Entwicklung des Gehirns der Knochenfische. Arch. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abt. 1882.
56. Ritter, W. E., The parietal eye in some Lizards from the Western United States. Bullet. of the Museum of comparat. Zoology. Vol. XX. 1891.
57. Rohon, Jos. Vict., Über Parietalorgan und Paraphysen. 6 Fig. Sitzungsber. K. Böhm. Ges. Wiss., Math.-nat. Kl. 1899. Bd. 33 (15 S.). Sep. Prag, Nivnac. 1899.
58. Scott, W. B., The embryology of *Petromyzon*. Journ. of Morph. Vol. I. 1887.
59. Selenka, E., Das Stimmorgan der Wirbeltiere. Biol. Centralbl. Bd. X. 1890.
60. Sorensen, A. D., The pineal and parietalorgan in *Phrynosoma coronate*. Journ. of compar. Neurology. Vol. III. 1893.
61. — Comparative study of the Epiphysis and Boof of the *Dienopholon*. Journ. of comparative Neurology. Vol. IV. 1894.
62. Stieda, L., Über den Bau der Haut des Frosches (*Rana temporaria*). Arch. f. Anat., Physiol. u. wiss. Med. 1865.\*
63. — Über den Bau des zentralen Nervensystems der Amphibien und Reptilien. Über den Bau des zentralen Nervensystems des Axolotl. Über den Bau des zentralen Nervensystems der Schildkröte. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 29. 1875.
64. Staderini, R., Intorno alle ghiandola pineale dei mammiferi. Monet. Zool. ital. anno VIII. 1892.
65. Straahl, Das Leydigsche Organ bei Eidechsen. Marburger Sitzungsber. Mai 1884.
66. — et Martin, Die Entwicklung des Parietalorgans bei *Anguis fragilis* und *Lacerta vivipara*. Arch. f. Anatomie u. Physiol. 1888.



67. Studnicka, J. Ch., Zur Anatomie der sog. Paraphyse des Wirbeltiergehirns. Sitzungsber. 1895.
68. Spencer, H. B., On the presence and structure of the Pineal eye in Lacertilia. Quarterly Journ. of microsc. Science Vol. 27. Nr 9. 1887.
69. Varigny, Revue scientifique. 29. Decembre 1886. 1886.
70. Van Wyhe, Über den vorderen Neuroforus und die phylogenetische Funktion des canalis neurentericus der Wirbeltiere. Zool. Anz. 7. Jahrg. 1884.
71. Wiedersheim, R., Skelett und Nervensystem von Lepidosiren annectens. Morpholog. Studien. Jena. 1880.
72. Wilder, The dorsal sack, the aulix and the diencephalic flexure. Journ. of comparat. Neurol. Vol. 1. 1896. Nr. 2. 1896.
73. Grieb, A., Contribut. allo st. dell'org. parietale del Podarcus muralis. Monitore zoologico. Anno XII (1901). Nr. 8. 1904.
-

# Ueber die Lage des kopfbildenden Teils und der Wachstumszone für Rumpf und Schwanz (Fr. Kopsch) zum Blastoporusrande bei *Rana fusca*.

Von

**Hans Hamecher jr.,**  
approb. Zahnarzt in Dresden.

---

(Mit Tafel II, III und 11 Textfiguren.)

---

## Inhaltsübersicht.

I. Einleitung. — II. Material und Methoden. — III. Historische Uebersicht. — IV. Beschreibender Teil. — Embryo I. — Embryo II. — V. Ergebnisse. — Figurenerklärung. — Literaturverzeichnis.

---

### I. Einleitung.

Die Lagebeziehungen des Zellenmaterials, aus welchem die dorsalen Teile des Froschembryos entstehen, zu dem Blastoporusrande sind bisher in verschiedener Weise aufgefasst und dargestellt worden.

Auf der einen Seite stehen diejenigen Autoren, welche wie Oscar Schultze [21—26] annehmen, das Anlagematerial der genannten Teile befinde sich vor der dorsalen Blastoporuslippe. Eine zweite Reihe der Autoren vertritt die Anschauung, dass das Material des Embryos am ganzen Blastoporusrande liegt (Roux [20], O. Hertwig [7], Bertacchini [3] u. a.). Eine besondere Stellung in dieser Frage nimmt Fr. Kopsch [10—15] ein, welcher betont, dass man zwischen dorsalen und ventralen Teilen des Embryos unterscheiden müsse, und der auf Grund seiner Studien über die normale Gastrulation bei einer Anzahl einheimischer Anuren und Urodelen sowie experimenteller Untersuchung der Gastrulation und der Embryobildung behauptet, dass vor der

dorsalen Blastoporuslippe das Material des Kopfes sich befindet, dass der Rumpf durch das Auswachsen einer, dorsale und ventrale Teile enthaltenden Wachstumszone gebildet wird, deren dorsaler Teil auf dem Stadium des u-förmigen Blastoporus lateral und vor dem freien Schenkel des u liegt, und dass das Material im Umkreis der ventralen Blastoporuslippe zur Bildung ventraler Teile des Embryos dient.

Diese Deutung ist in mancher Beziehung eine weitere Ausbildung der von O. Schultze [21] vertretenen Anschauung, insofern, als nach beiden Autoren das Material, aus welchem Medullarrohr, Chorda und Ursegmente entstehen, d. h. das Material für die dorsalen Organe des Embryos, vor der dorsalen Blastoporuslippe liegt; sie stehen beide im Gegensatz zu der zweiten oben genannten Ansicht, nach welcher der Embryo aus dem Material des gesamten Blastoporusrandes entsteht. Diese Anschauung hat Oscar Hertwig [7] mehrfach deutlich ausgesprochen, indem er unter anderem den Zustand des Centralnervensystems der von ihm beim Frosch beschriebenen Hemmungsbildungen vergleicht mit der Lage des Centralnervensystems bei den Actinien, deren Nervenring er dem „Medullarring“ der genannten Hemmungsbildung gleichstellt.

Demnach dürfte es angemessen erscheinen, diese Frage nochmals in Angriff zu nehmen und durch Beibringung neuer Beobachtungen zu versuchen, Beweise für die eine oder für die andere Anschauung zu finden.

Das Material, welches mir hierfür zur Verfügung stand, besteht in einer nach Oscar Schultzes [21] Methode erzielten Doppelbildung, von deren Entwicklung eine Photographie der Gastrulation vorhanden ist, und in einer Anzahl von Embryonen, die auf verschiedenen Stadien der Gastrulation operiert worden sind.

Sämtliche hier geschilderten Embryonen stammen aus der Sammlung des Herrn Privatdozenten Dr. Friedrich Kopsch, der dieselben auch schon als Grundlage für seine auf der XII. Versammlung der Anatomischen Gesellschaft in Kiel vorgetragenen Anschauung über „gemeinsame Entwicklungsformen bei Wirbeltieren und Wirbellosen“ [13] verwendet und mir einen Teil der von ihm gesammelten und verarbeiteten Embryonen zum Zwecke ausführlicher Publikation überlassen hat.

Für die Ueberlassung des Materials und für die Anregung zu dieser Arbeit spreche ich Herrn Privatdozenten Dr. Friedrich Kopsch meinen besten Dank aus.

## II. Material und Methoden.

Die weiter unten beschriebenen Embryonen stammen von *Rana fusca*; sie wurden erhalten durch künstliche Vereinigung der Geschlechtsprodukte der laichreifen Tiere.

Nachdem uns die Untersuchungen des letzten Jahrzehntes eine überraschende \*Menge von regulatorischen Vorgängen während der ontogenetischen Entwicklung der Wirbeltiere und Wirbellosen genauer kennen gelehrt haben, welche namentlich bei unseren Tieren in hohem Masse vorhanden sind, ist es dringend notwendig, um wenigstens eine gewisse Sicherheit in der Abschätzung der genannten Vorgänge zu haben, die operierten Eier zusammen mit den nicht operierten Eiern unter genau denselben äusseren Bedingungen zu züchten, um den Grad der Entwicklung der operierten und nicht operierten Eier miteinander vergleichen zu können.

Jede Regulation, Regeneration, Postgeneration erfordert bekanntlich eine (allerdings verschieden lange) Zeit, während welcher die Entwicklung normaler Embryonen oder der nicht betroffenen Teile operierter Embryonen fortschreitet.

Man kann daher durch Vergleichung des Entwicklungszustandes der operierten und nicht operierten Embryonen, beziehungsweise ihrer einzelnen Organe untereinander, Schlüsse auf etwa eingetretene Vorgänge regenerativer oder regulatorischer Art ziehen.

Deshalb wurden erstens zu einem Versuche nur solche Eier genommen, welche von ein und demselben Weibchen stammend, mit Sperma eines Männchens befruchtet waren, zweitens wurden die operierten Eier zusammen mit den nicht operierten unter denselben äusseren Bedingungen weiter gezüchtet, drittens wurden sowohl zur Zeit der Operation, als auch zur Zeit der Konservierung der operierten Eier, eine Anzahl der normalen Eier konserviert, um auch bei der späteren Verarbeitung Gelegenheit zu haben, die Notizen des Protokolls einer erneuten Prüfung zu unterwerfen.



Die Konservierung erfolgte nach einer Methode, welche von Fr. Kopsch seit längerer Zeit angewendet und auch bei der Untersuchung von W. Adler [1] benutzt worden ist.

Im folgenden will ich die Methode wiedergeben:

Die Konservierungsflüssigkeit besteht aus 100 ccm von 0,5% Chromsäurelösung + 100 ccm konzentrierter wässriger Sublimatlösung; die Mischung wird kurz vor dem Gebrauch zusammengegossen. In derselben verbleiben die in der Gallerthülle befindlichen Eier während 24 Stunden. Darauf werden sie 24 Stunden lang in fließendem Wasser ausgewaschen und durch Eau de Javelle von den Eihüllen befreit. Letzteres gelingt bei dieser Konservierung nicht so leicht wie nach reiner Chromsäurefixierung, so dass unter Umständen die äussere Lage des äusseren Keimblattes etwas leidet; die Konservierung der Zellen ist jedoch erheblich besser wie bei reiner Chromsäurewirkung.

Nach der Behandlung mit Eau de Javelle müssen die Eier noch kurze Zeit gewässert werden zur Entfernung des etwa eingedrungenen unterchlorigsauren Natrons. Alsdann werden sie in 70% Alkohol, welcher mit Jodtinktur versetzt ist, übertragen. Derselbe wird in den folgenden Tagen mehrmals gewechselt, um etwa vorhandene Sublimatniederschläge zu entfernen. Die Einbettung geschieht in Paraffin nach Behandlung mit Alkohol von 70, 80, 90, 99<sup>8</sup>/<sub>10</sub>%, Xylol, Xylolparaffin.

### III. Historische Uebersicht.

In der historischen Entwicklung unserer Frage kann man zwei Abschnitte unterscheiden, deren Grenze durch die Arbeit von Pflüger [19] gegeben wird.

Aus den Schilderungen der Autoren der ersten Periode, welche hier nicht eingehender erwähnt werden sollen, folgt, dass das Centralnervensystem des Froschembryos hervorgeht aus dem dunkelpigmentierten Zellenmaterial der sogenannten animalen Hemisphäre.

Mit der Arbeit von Pflüger beginnt eine Zeit lebhaften Streites über die Frage, ob das Centralnervensystem des Froschembryos sich auf der animalen oder auf der vegetativen Eihälfte entwickelt. An diesem Streite waren zunächst Roux und Oscar Schultze beteiligt;

aber auch die späteren Autoren, welche die Gastrulation des Froscheies mehr oder weniger eingehend behandelten, haben zu dieser Frage Stellung nehmen müssen.

Die erste Bedingung zur Entscheidung derselben ist die genaue Kenntnis der Vorgänge bei der Gastrulation, wodurch diese Frage in noch höherem Masse kompliziert wird. Es handelt sich hier in erster Linie um folgende Punkte:

1. an welcher Stelle der Eioberfläche die erste Urmundanlage entsteht,
2. wie gross der Weg ist, welchen die dorsale Urmundlippe zurücklegt von ihrer ersten Entstehung an bis zum Schluss der Gastrulation.

Hierzu kommt dann die durch Roux und Oscar Hertwig vertretene Anschauung von der Entstehung der Rückenfläche des Embryos durch Verschmelzung der Urmundränder.

Mit Rücksicht auf diese Punkte soll im folgenden die Literatur des zweiten Abschnittes von Pflüger an bis zum Anfang des Jahres 1902 besprochen werden.

Pflüger beobachtete, dass bei *Bombinator igneus* die Rusconische Oeffnung dicht unter dem Aequator des Eies auftritt und von dort aus in der Vertikalebene der Eiachse über die weisse Hemisphäre wandert, durch diese wie „ein Schiff durch das Wasser“ geht, ohne dass dabei eine Drehung des Eies um eine Horizontalachse erfolgt. Der Weg, welchen der Urmund dabei zurücklegt, entspricht einem Bogen von jedenfalls mehr als  $90^\circ$ .

Als Beweis für diese Wanderung sieht Pflüger die Beobachtung an, dass die Grenze der dunklen und weissen Hemisphäre in derselben Ebene bleibt.

Nachdem der Urmund seinen Weg über die weisse Hemisphäre des Urmundes zurückgelegt hat, dreht sich das ganze Ei um eine, auf der Medianebene senkrecht stehende Achse derart zurück, dass die Rusconische Oeffnung einen Bogen von über  $90^\circ$  beschreibt. Am Ende der Gastrulation scheint der Urmund wieder so zu liegen, wie ursprünglich. Hieraus zieht Pflüger den Schluss, dass nunmehr ein grosser Teil der weissen Hemisphäre die obere Kugelhälfte bilde. Da nun hier das Medullarrohr entsteht, so muss es aus Elementen der weissen Hemisphäre zusammengesetzt sein.

Auch Roux [20] tritt auf Grund experimenteller Untersuchung dafür ein, dass der hintere Teil des Medullarrohres sich auf der weissen Hemisphäre entwickeln muss. Er brachte mit der Spitze einer Präpariernadel an bestimmten Stellen der Blastula Verletzungen an und zog aus der späteren Lage der Verletzungsstellen Schlüsse auf die Verwendung dieses Materials zum Aufbau bestimmter Organe des Embryos. So zeigt sich, dass beim Anstechen derjenigen Stelle des Eies, an welcher später die erste Urmundanlage auftritt, der Defekt am Embryo stets dicht hinter der Mitte des Medullarrohres sich befindet.

Gegenüber diesen Anschauungen sucht Oscar Schultze [25], welcher schon früher [21] auf Grund von Experimenten sich gegen Roux's Behauptungen erklärt hatte, durch Untersuchung an normalen, in natürlicher Lage gehaltenen und beobachteten Eiern nachzuweisen, dass das gesamte Centralnervensystem aus der dunkeln Hemisphäre hervorgeht. Er greift hierbei zurück auf die Bewegung des Urmundes und sagt:

„Die von dem dunklen Eiabschnitt ausgehende, in allen Meridianen nach unten erfolgende Zellverschiebung findet nun etwas unterhalb der zur Zeit der Entstehung des Urmundes höchstgelegenen Stelle der hellen Hemisphäre, d. i. dicht unter dem Aequator, zuerst Widerstand (. . .), weshalb sich hier die Wachstumsrichtung in eine anfangs radiär nach innen gerichtete umändert. Von diesem Augenblicke an werden an der dorsalen Innenfläche oberhalb des Urmundes die Dotterzellen nach aufwärts verschoben und wird hierdurch naturgemäss der Schwerpunkt des Eies nach dem späteren Rücken hin verlagert (. . .). Da das Ei in den Hüllen beweglich ist, muss sich demgemäss der Urmund senken, und das Ei beginnt nun seine *erste Rotation um eine Horizontalachse*, welche senkrecht auf der Medianebene steht. Diese dauert entsprechend der nach aufwärts gerichteten, zunehmenden Verschiebung der Dotterzellen fort, bis dieselben in dem höchsten Punkt der Eikugel angelangt sind. Nunmehr jedoch tritt zugleich mit der Erweiterung des Urdarmes ein Abwärtssinken der Dotterzellen, die mittlerweile in der Gegend des späteren Kopfes angelangt sind, an der dem Urmund gegenüberliegenden Innenfläche ein, und die natürliche Folge dieser stets symmetrisch zur Medianebene erfolgenden Zellen-



verschiebung ist, dass das Ei nunmehr in demselben Bogen, in welchem es vorher unter Senkung des Urmundes rotierte, um eine gleiche Horizontalachse in rückläufiger Drehung unter dem Einflusse der Schwere sich bewegt. Da also für *Rana fusca* sowohl die Abwärts- als auch die Aufwärtsbewegung des Urmundes sich direkt aus der im Innern des Eies statthabenden Massenverschiebung erklärt, so besteht nicht der geringste Grund, hier ein Ueberwachsen der weissen Hemisphäre von seiten des Urmundes anzunehmen . . .“

„Der ‚Senkungsbogen‘ der dorsalen Lippe beträgt ca.  $80^{\circ}$ , da der Urmund unter dem Aequator angelegt wird und nicht (im Gegensatz zu *Bombinator*) über die tiefste Stelle des Eies hinausrückt. Der Hebungsbogen ist gleich  $90^{\circ}$ .“

Ich habe geglaubt, diese Ausführungen von Oscar Schultze wörtlich wiedergeben zu sollen, da die in ihnen niedergelegten Tatsachen durch die mit besseren Hilfsmitteln angestellten Untersuchungen der späteren Zeit (vergl. besonders Fr. Kopsch [10—15]) im wesentlichen bestätigt worden sind.

Gegen die Darstellung von Oscar Schultze veröffentlichte Roux [20] in den Verhandlungen der Anatomischen Gesellschaft (II. Versammlung in Würzburg) seine experimentellen Untersuchungen über die Massenverschiebungen bei der Gastrulation des Froscheies, um die Frage zu entscheiden, woher das Material der auf der Unterseite des Eies angelegten Medullarplatte der Gastrula stammt.

Er bediente sich derselben Methode, welche er bei seiner früheren Untersuchung befolgt hatte, indem er mit „verbesserter“ Methode *Morulae* und *Blastulae* anstach. Bei Zerstörung der „ersten Anlage der Urmundlippe“ fand sich ein „Bildungsdefekt im queren Hirnwulst“. Es entspricht also die erste mediane Anlage der Urmundlippe dem „queren Hirnwulst des Embryos“. Wurde die *Blastula* oder die schon beginnende *Gastrula* seitlich am Aequator verletzt, so zeigte sich der Defekt annähernd in der Mitte eines Medullarwulstes. Wurde zur Zeit des Gastrulationsanfanges an der der Urmundanlage gegenüberliegenden Stelle angestochen, so war ein Defekt am kaudalen Körperende die Folge. Erfolgte die Verletzung in der Mitte des weissen Poles, so ergab sich eine mehr oder weniger ausgedehnte *Asyntaxia medullaris*.



Durch diese Versuche hält Roux es für „wohl ausser Zweifel gestellt, dass die ältere Auffassung, welche noch jüngst von Oscar Schultze sehr entschieden vertreten worden ist, irrtümlich ist. Wir haben uns vielmehr vorzustellen, dass das *Material zur Bildung der Medullarplatte* jederseits durch *seitliches* Herabwachsen *vom Aequator aus* auf die *Unterseite* des Eies geschoben wird, und dass diese von beiden Seiten her einander entgegenwachsenden Platten unten in der Medianebene miteinander verschmelzen. Diese Verschmelzung findet *successive* und zwar in *cephalokaudaler* Richtung statt. Auf diese Weise erklärt sich zugleich die in der gleichen Richtung erfolgende Wanderung des Urmundes um etwa  $170^{\circ}$  über die Unterfläche des Eies (. . .).

Die Gastrulation des Froscheies vollzieht sich also wesentlich durch *Ueberwachsung* der weissen, unteren Hälfte des Eies von den beiden Seitenhälften des Aequators aus, also durch „*bilaterale Epibolie*“. Eine Einstülpung kommt dabei bloss insoweit vor, als das Nahrungsdottermaterial der unteren Hälfte zugleich nach oben gegen das Dach der Furchungshöhle hinwandert oder verdrängt wird bis zur vollkommenen Berührung desselben, also bis zum Schwunde der Furchungshöhle.“

In den folgenden Seiten seiner Abhandlung weist Roux auf die Uebereinstimmung seiner Folgerungen mit den seinerzeit durch His gegebenen Angaben über die Bildung des Knochenfischembryos hin, zitiert auch die von Rauber beschriebenen hinteren Spaltbildungen beim Forellenembryo und schliesst: „Die *schwarze*, am Aequator angelegte *Urmundlippe des Froscheies* entspricht dem Randwulste der Knochenfische. Das Material für die Medullarplatte des Froscheies liegt in und wohl noch *neben dem ganzen*, das Ei rings umziehenden Umschlagsrande des Epiblast in den Hypoblast.“

Angesichts dieser allerdings nur skizzenhaften Darstellung bringt die Arbeit von Oscar Hertwig [7] in Bezug auf unseren Gegenstand nichts wesentlich Neues. Der hauptsächlichste Unterschied scheint in der verschiedenen Gewinnung des Materials zu bestehen. Roux erzielte es durch planmässige Versuche, Oscar Hertwig dagegen erhielt diese Missbildungen aus Versuchen, welche er zu einem anderen Zwecke angestellt hatte. Die Bezeichnung des Zustandes der in Rede stehenden

Missbildungen als *Spina bifida* entspricht nicht demjenigen, welcher bis dahin als *Spina bifida* bezeichnet worden ist und sollte deshalb aufgegeben werden, zumal da diese Embryonen nichts weiter sind als hintere Spaltbildungen. Im übrigen stellt sich Hertwig in dem Streite zwischen Roux und Oscar Schultze auf die Seite von Roux. Er ist der Meinung, dass es allein auf Grund der Roux'schen Experimente und der Roux'schen Beweisführung möglich ist, die Befunde, welche die Froschmissbildungen ergeben, mit dem normalen Gastrulationsprozess in Beziehung zu setzen. Hertwig meint, dass bei der normalen Entwicklung die Ränder des Blastoporus sich in einer Naht zusammenlegen und dass somit der Embryo durch „Konkrescenz“ der Urmundränder entsteht. Er fasst seine Anschauung von der Gastrulation der Amphibien in folgende Worte zusammen:

„An der Uebergangszone der animalen in die vegetative Hälfte der Keimblase oder der Randzone entsteht an einer Stelle, welche dem Kopfe entspricht, eine kleine Einstülpung, die zur Kopfdarmhöhle wird. Die Einstülpung vergrößert sich weiter nach hinten der Randzone folgend, dadurch, dass Zellenmassen zwischen Dotter und äusseres Keimblatt hineinwachsen und die seitlichen Leibessäcke bilden. Gleichzeitig wachsen hierbei die Umschlagsränder oder die Urmundlippen von ihrer ersten Anlage am Äquator an über die vegetative Hälfte der Keimblätter herüber, so dass sie vorn von beiden Seiten her näher einanderrücken, während sie nach hinten noch weiter auseinanderstehen, im allgemeinen die Form eines Hufeisens beschreibend. Wenn sie sich infolge der Umwachsung in der Medianebene treffen, verschmelzen sie allmählich von vorn nach hinten. Hierdurch wird erstens im Anschluss an die Kopfdarmhöhle der Urdarm vergrößert, zweitens rückt der jeweilig noch offen gebliebene Teil des Urmundes mehr kaudalwärts, drittens bildet sich die Rückenwand des Embryos aus, welche der Verschlussstelle entsprechend noch die Rückenrinne zeigt.

Der Gastrulationsprozess erstreckt sich über einen längeren Zeitraum und schreitet von vorn nach hinten fort. Kaudalwärts vergrößern sich die seitlichen Urmundlippen, indem sich an der Randzone die Coelomtaschen durch Einstülpung weiter ausdehnen; sie schliessen sich endlich an einer der ersten Einstülpung vis-à-vis gelegenen Stelle

der ursprünglichen Keimblase zu einem Ring (Entstehung der ventralen Urmundlippe). Die vegetative Hemisphäre ist dann bis auf das Gebiet des freiliegenden Dotterpfropfes ganz umwachsen. Die Urmundnaht hat eine entsprechende Zunahme erfahren. Der noch offene, jetzt ein rundes Loch darstellende Teil des Blastoporus ist vom queren Hirnwulst weit ab an das Schwanzende des Embryos gewandert.

Dann wandelt sich durch weiteres Zusammenrücken der seitlichen Urmundränder das runde Loch in einen längsverlaufenden Spalt um, an dem die Verschmelzung nach wie vor von vorn nach hinten fortschreitet, während der offen bleibende Teil sich eine Zeitlang durch Wachstum (Einschieben durch Teilung neugebildeter Zellen) ergänzt und schliesslich noch durch die Bildung von Schwanz und After Veränderungen erfährt.“

Der mittlere Teil der ventralen Urmundlippe dient nach Oscar Hertwig zu der Bildung des Afters; der Schwanz ist, wie Hertwig als „wichtigstes Ergebnis“ (S. 457) hervorhebt, nicht die direkte Verlängerung des ganzen Körpers, sondern nur eine Fortsatzbildung der Rückenfläche, da die ganze ventral vom Urmund gelegene Fläche des Rumpfes sich an seiner Entstehung gar nicht beteiligt. Er nimmt seinen Ursprung aus der vor dem After gelegenen Region des Urmundgebietes, nachdem in ihm eine Verschmelzung der Urmundlippe erfolgt ist, wächst über den hintersten Teil desselben, den After, hinaus und tritt dadurch in einen Gegensatz zum Rumpf.

Darum finden sich in ihm auch keine ventralen Teile, wie Leibeshöhle, Geschlechtsorgane, Nieren. — Den Ausdruck Schwanzdarm möchte er vollkommen fallen lassen und ihn ersetzen durch die Bezeichnung „Entodermstrang des Schwanzes“.

Das Jahr 1894 brachte mehrere Arbeiten, Morgan und Umé Tsuda [17], Assheton [2], Morgan [18], Lwoff [11], in denen die Gastrulation des Froscheies hinsichtlich der uns hier interessierenden Punkte behandelt wird.

Morgan und Umé Tsuda [17] berücksichtigen, erstens, die bei der normalen Entwicklung zu beobachtenden Zustände, machen zweitens, Anstechversuche in Bezug auf die Verschiebung des Blastoporusrandes, und untersuchen, drittens, Embryonen, an denen durch Behandlung mit einer 0,6% Kochsalzlösung der Schluss des Blastoporus verhindert



worden ist und die Umgebung des Blastoporusrandes einen Zustand aufweist, wie ihn junge Selachier-Keimscheiben besitzen. Die Untersuchung normaler Eier von *Rana temporaria* (siehe Tafel XXIV Fig. 11 u. 12) ergibt, dass der Blastoporus nicht am Aequator des Eies, sondern unterhalb desselben entsteht. Die Anstechversuche werden gemacht an den Froscheiern einer nicht sicher bestimmten Species, bei denen das Grössenverhältnis des hellen unteren Feldes (nach den Figuren auf Tafel XXV) ungefähr so wie bei unserer *Rana esculenta* zu sein scheint. Das Anstechen erfolgt mit einer feinen, dünnen Nadel, so dass nur wenige Zellen zerstört werden. Die Verletzungen werden gemacht zur Zeit des ersten Auftretens der dorsalen Blastoporuslippe und zwar an einer Stelle, welche (nach den gegebenen Figuren) auf dem durch die Mitte der dorsalen Blastoporuslippe gehenden Meridian jenseits des unteren Pols und ausserdem ungefähr ebenso weit unterhalb des Eiäquators liegt wie die Blastoporuslippe selber. Die so bezeichneten Punkte rücken beim Fortschreiten der Gastrulation immer näher an die dorsale Blastoporuslippe und befinden sich entweder im Material der ventralen Blastoporuslippe selber oder an den Zellen des Dotterpfropfes dicht in der Nähe der ventralen Blastoporuslippe. Ein Einstich, welcher zur Zeit der ersten Entstehung der dorsalen Blastoporuslippe ungefähr auf der Hälfte der Entfernung zwischen dieser und dem unteren Pol des Eies gemacht wird, hat zur Zeit des u-förmigen Blastoporus die dorsale Blastoporuslippe erreicht. Eine Verletzung der Mitte des Dotterpfropfes kurz vor der Entstehung der ventralen Lippe findet sich bei engem Blastoporus etwas näher der dorsalen Lippe.

Die Resultate dieser Versuche fassen die Autoren in einer schematischen Figur zusammen, welche zeigt, dass die dorsale Blastoporuslippe ungefähr  $30^{\circ}$  unterhalb des Eiäquators entsteht, dass der Weg der dorsalen Blastoporuslippe einem Kreisbogen von  $120^{\circ}$  entspricht, wobei die Stelle, an welcher die ventrale Lippe entsteht, als fester Punkt gedacht ist.

Der Zustand der in Kochsalz gezüchteten Embryonen, welche schon Medullarwülste besitzen, zeigt diejenige Form von Missbildungen, bei denen sich der Embryo vor der dorsalen Blastoporuslippe befindet.



Die Autoren entscheiden sich auf Grund des beigebrachten Materials nicht für die Entstehung der dorsalen Teile des Embryos durch Konkrescenz; denn gegen dieselbe spricht die Tatsache, dass die Verkleinerung des Blastoporus nicht durch Aneinanderlegen der seitlichen Lippen in der Mittellinie vor sich geht.

Der erste der beiden Autoren (Morgan [18]) nahm dann im Frühjahr 1894 die Anstechversuche wieder auf und gelangt zu dem Schluss, dass der Embryo sich durch Konkrescenz bildet, zwar nicht infolge einer Konkrescenz durch Apposition („apposition“), worunter der Autor die in cephalokaudaler Richtung fortschreitende Verschmelzung entsprechender Teile der seitlichen Blastoporuslippen versteht, sondern durch eine Art von Konkrescenz, welche besteht „by fusion from before backward at the dorsal lip of the blastopore“.

Assheton [2] hat ebenfalls Anstichversuche an Froscheiern gemacht unter Beibringung genauer Zeitangaben. Eine Verletzung zur Zeit des u-förmigen Blastoporus in der Mitte zwischen den beiden freien Schenkeln des u liegt nach der Entstehung der ventralen Blastoporuslippe der *dorsalen* Lippe näher.

Ein wenig später, wenn der Blastoporus sich weiter verkleinert hat, befindet sich dieser Punkt in noch geringerem Abstände von der dorsalen Lippe, aber auch die Entfernung von der ventralen ist kleiner geworden. Bald darauf liegt die verletzte Stelle zum Teil unterhalb der dorsalen Lippe, und die ventrale Lippe ist ihm bedeutend näher gekommen. Weitere ähnliche Experimente zeigen, dass in dem jüngeren Stadium der Gastrulation das Wachstum der dorsalen Lippe grösser ist, während nach Entstehung der ventralen Lippe die letztere eine stärkere Verschiebung erfährt als die dorsale Lippe.

Bei einer anderen Reihe von Versuchen wird die Verletzung angebracht auf jungem Gastrulastadium an einer Stelle, welche auf dem durch die Mitte der dorsalen Blastoporuslippe gehenden Meridian sich befindet, und zwar ebenso weit vom Eiaquator entfernt wie die dorsale Blastoporuslippe. Die Resultate dieser Versuchsreihe sind verschieden. Bei dem einen Embryo befindet sich zur Zeit der Entstehung des Medullarrohres die Verletzung an der linken Seite des Embryos, bei einem zweiten (einer *Asyntaxia medullaris*) befindet sie sich an dem

ventralen Blastoporusrande, in einem dritten Falle liegt die Verletzung dicht neben derjenigen Stelle, wo sich der Blastoporus geschlossen hat.

Bei einer Gastrula mit u-förmigem Blastoporus werden zwei Marken angebracht; die eine in geringer Entfernung seitlich vom rechten freien Schenkel des u-förmigen Blastoporusrandes, die andere in noch grösserer Entfernung seitlich und ventral von dem freien Schenkel der linken Blastoporuslippe. Der Ablauf der Gastrulation wird dadurch nicht gestört; zur Zeit des engen Blastoporus liegen beide Verletzungen links und rechts von den Blastoporuslippen und zwar in grösserer Entfernung als zur Zeit der Operation.

Diese Experimente bestätigen im geringen Masse diejenigen von Roux, sind jedoch grösstenteils denselben widersprechend; dagegen stimmen sie vollkommen mit denen von Morgan und Umé Tsuda überein.

Der Blastoporus entsteht nicht am Aequator des Eies, sondern in einiger Entfernung unterhalb desselben. Die dorsale Blastoporuslippe bewegt sich nicht mehr als  $60-70^\circ$  in der Zeit von der Entstehung der dorsalen Lippe bis Blastoporusschluss. Wenn Roux recht hätte, dass die dorsale Blastoporuslippe einen Weg von  $170-180^\circ$  zurücklegt, so müsste der Rusconische Dotterpfropf aus einem Material hervorgehen, das stark pigmentierte Zellen besitzt, und die Zellen des Rusconischen Dotterpfropfs können nicht aus hellen Dotterzellen bestehen.

Eine Konkrescenz der Blastoporuslippen existiert nicht; denn der Embryo wird gebildet von einer Wachstumszone („proliferating area“), welche am Blastoporusrande liegt und die das Längenwachstum des Embryos bewirkt, während der Kopfbezirk des Embryos zur Zeit der ersten Entstehung der dorsalen Blastoporuslippe vor derselben liegt, also aus dem Material der animalen Hälfte entsteht.

Lwoff [16] gibt eine ausgezeichnete Kritik der Roux'schen Versuche; er legt dar, wie die auf den ersten Augenblick so „unzweideutig und unwidersprechlich“ erscheinenden Resultate von Roux bei näherer Betrachtung ganz erheblich an Beweiskraft verlieren, ja, dass sich Roux selbst in vieler Hinsicht widersprochen hat. Er zeigt ferner, dass die Wanderung des Urmundes um  $170^\circ$  ganz unmöglich ist und dass die dorsale Blastoporuslippe einen festen Punkt der Eioberfläche darstellt.

Ein Wendepunkt in der Betrachtung der uns hier interessierenden

Frage wird durch die Mitteilungen von Fr. Kopsch [10, 11] gegeben. Kopsch verwendete in planmässiger Weise die Mikrophotographie zur Erforschung der Materialumlagerungen bei der Gastrulation des Froscheies und brachte dadurch einen gewissen Abschluss in diese Streitfragen, welche durch die Arbeiten der vorhergehenden Zeit aufgeworfen waren.

Die Methode, welche Kopsch anwendet, ist dieselbe, welche von den Astronomen zur Feststellung der (scheinbaren) Bewegung der Himmelskörper benutzt wird. Sie besteht in langdauernden Aufnahmen, Daueraufnahmen von 20—30 Minuten Expositionszeit; hierbei erscheinen die sich bewegendenden Zellen beziehungsweise ihre Kerne in Form mehr oder weniger langgestreckter Striche, während die in geringerer Bewegung befindlichen Zellen als polygonale Felder zu erkennen sind. Zugleich erlaubt diese Methode, bei der ein und dasselbe lebende unter normalen, Bedingungen gehaltene Ei von Anfang bis Schluss der Gastrulation mehrfach (unter Umständen 16 mal) photographiert wird, einen sicheren Schluss auf den Ort, an welchem die dorsale Blastoporuslippe entsteht, und auf den Weg, den sie von ihrer Entstehung an bis zum Schluss des Gastrulationsprozesses zurücklegt.

Ferner können vermittels derselben die Drehungen des ganzen Eies während der Gastrulation und der Zeitpunkt ihres Eintritts bestimmt werden, und in letzter Linie lassen sie sich verwenden zur Beantwortung der Frage, ob der Embryo durch Konkrescenz der Blastoporuslippen entsteht oder nicht. Auf den weiteren Wert dieser Aufnahmen zur Entscheidung anderer Fragen soll hier nicht eingegangen werden; es sollen nur die eben genannten Punkte berücksichtigt werden, soweit sie in den Rahmen des Themas der vorliegenden Arbeit fallen.

Kopsch [10] beschreibt die Zellenbewegungen bei der Gastrulation in folgender Weise, welche ich hier ausführlich wiedergeben will, da die erste Mitteilung dieses Autors in einer wenig zugänglichen Zeitschrift veröffentlicht worden ist:

„Das erste Zeichen der beginnenden Einstülpung ist eine kleine Vertiefung etwas unterhalb des Eiäquators innerhalb der Uebergangszone an derjenigen Stelle, welche durch die kleinsten Zellen ausgezeichnet ist. Die in der Umgebung dieser Grube gelegenen Zellen werden von



allen Seiten nach der Mitte derselben hinbewegt. Die lebhafteste Bewegung zeigen gerade die grossen Dotterzellen, eine Tatsache, welche im Einklang steht mit den Angaben von Götte und Hertwig, während Schwink, Gasser und neuerdings Lwoff die Invagination der Makromeren gänzlich leugnen. Im weiteren Verlaufe wird die Grube immer tiefer und erscheint nach acht Stunden beim Axolotl, nach zwei Stunden beim Frosch als eine schmale, konzentrisch zum Aequator gebogene Rinne, welche nach oben durch die pigmentierten Mikromeren, nach unten durch die unpigmentierten Makromeren begrenzt ist. An der oberen Begrenzung dieses Spaltes der ‚dorsalen Blastoporuslippe‘ schlagen sich die Mikromeren nach innen um und bewegen sich dort in einer Richtung, die ihrer ursprünglichen gerade entgegengesetzt ist. Die Makromeren folgen der Krümmung der Kugeloberfläche und werden unter die dorsale Blastoporuslippe in das Innere des Eies geschoben. Die Bewegungsrichtung der Zellen in der Umgebung des Blastoporus entspricht im wesentlichen den Meridianen, welche man um die Eikugel konstruieren kann. Was die Schnelligkeit der Bewegung an den einzelnen Stellen der Oberfläche anlangt, so überwiegt während dieses ganzen Stadiums, wie schon oben erwähnt wurde, die Bewegung der Makromeren bei weitem die der Mikromeren. Am schwächsten ist sie in der Mitte der dorsalen Blastoporuslippe und nimmt nach den Enden der Urmundrinne allmählich an Grösse zu. Während man dicht vor dem Umschlagsrande die Zellenkonturen deutlich sehen kann und die am Umschlagsrande gelegenen Zellen nur stark in die Länge gezogen sind, in der Richtung ihrer Bewegung, bieten die Makromeren ein Bild, bei dessen Betrachtung sich der Vergleich mit einem Strome förmlich aufdrängt. Die Makromeren strömen (um im Bilde zu bleiben) im breiten Strome in der Richtung des durch die Mitte des Blastoporus gehenden Meridians in den Blastoporus hinein, dabei von beiden Seiten her Zufluss erhaltend von denjenigen Zellen, welche vom Aequator her sich nach unten bewegen. Dieses Andrängen der Zellen in seitlicher und schräger Richtung auf den Hauptstrom hin bedingt eine schnelle Bewegung der dicht vor dem im Verhältnis zum Kugelumfang kleinen Blastoporus liegenden Makromeren, während in weiterer Entfernung vom Blastoporus die Bewegung bedeutend langsamer ist. Diese Tatsache



müssen wir bei der Berechnung des Weges, welchen eine Zelle im Verlauf des Gastrulationsprozesses zurückgelegt hat, in Rechnung bringen.

An der dorsalen Blastoporuslippe findet ein andauernder Umschlag von Zellen in das Innere der Eizelle statt, während zugleich der Urmundspalt sich vergrössert dadurch, dass an seinen beiden Enden sich fortdauernd neuer Umschlagsrand bildet.

Nach Ablauf von zwölf Stunden beim Axolotl, von drei Stunden beim Frosch hat der Blastoporus u-förmige Gestalt angenommen. Die Zellenbewegungen dauern bis zu dieser Zeit an in der Weise, wie es oben beschrieben wurde.

Kurze Zeit (15 Stunden beim Axolotl, 4 Stunden beim Frosch), nachdem der u-förmige Blastoporus sich annähernd zu einem Halbkreise ausgebildet hat, sistiert die Bewegung der Makromeren, welche dicht vor dem Urmund gelegen sind. Das Aufhören der Bewegung ist dadurch bedingt, dass sich nunmehr gewissermassen mit einem Mal die ganze ‚ventrale Blastoporuslippe‘ bildet durch denselben Prozess, welchen wir oben für die erste Einstülpung und für die dorsale Blastoporuslippe beschrieben haben. Die ventrale Blastoporuslippe schliesst den Urmund zu einem Kreise, in welchem die Makromeren sich wie ein Pfropf befinden; man bezeichnet dieselben von jetzt ab als Rusconischen Dotterpfropf. Die Zellen, aus welchen er besteht, bleiben während der nun folgenden Entwicklungsstadien annähernd an derselben Stelle, die in der Peripherie des Umschlagsrandes aber liegenden Zellen bewegen sich nach dem Blastoporusrande hin und schlagen sich nach innen um. Am lebhaftesten ist diese Bewegung im Bereiche der zuletzt gebildeten ventralen Blastoporuslippe. Während der nun folgenden Zeit (bis zur 48. Stunde beim Axolotl, bis zur 12. Stunde beim Frosch) wird der Blastoporus immer kleiner, indem er sich gleichsam wie ein Gummiring zusammenzieht, so dass der Rusconische Dotterpfropf immer kleiner wird und schliesslich ganz im Innern des Eies verschwindet. Ausgenommen von dieser konzentrischen Zusammenziehung des Blastoporus ist die mittlere Partie der ventralen Blastoporuslippe, welche in Beziehung steht zur Bildung des Afters.

Wenn der Blastoporus schon bedeutend kleiner geworden ist, bleibt der mittelste Punkt der ventralen Blastoporuslippe stehen, die links

und rechts von ihm gelegenen symmetrischen Punkte des ventralen Umschlagsrandes lagern sich in der Mittellinie der Gastrula aneinander. Dadurch entsteht eine Rinne auf der Oberfläche des Eies, die Afterrinne. Dieselbe hat ihre grösste Länge erreicht, wenn der Urmund sich bis auf eine punktförmige Oeffnung geschlossen hat und der Dotterpfropf völlig in das Innere des Eies aufgenommen ist.“

Während Kopsch in der eben zitierten Arbeit nur die Zellenbewegungen während der Gastrulation beschreibt und über die Konkreszenztheorie sowie über die Wanderung der dorsalen Blastoporuslippe nichts sagt, behandelt er dieselben in einem Vortrage auf der IX. Versammlung der Anatomischen Gesellschaft in Basel [11] auf Grund seiner alten Photographien und neuer photographischer Aufnahmen und erläutert seine Anschauung durch vier schematische Bilder.

Die erste Urmundanlage entsteht bei *Rana fusca* im Mittel  $25^{\circ}$  unterhalb des Eiäquators (beim Axolotl liegt dieser Punkt noch erheblich tiefer).

Der Weg, welchen die dorsale Blastoporuslippe zurücklegt, beträgt im Mittel  $75^{\circ}$ . Die Angabe von Oscar Schultze, dass die Bewegung der dorsalen Lippe nur eine scheinbare ist, kann nicht bestätigt werden. Es findet in der Tat eine Verschiebung der dorsalen Lippe über die weisse Hemisphäre statt. Die Schwierigkeit, das genaue Mass für die Bewegung der dorsalen Lippe festzustellen, liegt darin, dass es sich bei der ersten Phase der Gastrulation, d. h. bis zur Bildung der ventralen Lippe, um zwei entgegengesetzt gerichtete Bewegungen der Zellen handelt, die aber auf die Wanderung der dorsalen Blastoporuslippe im gleichen Sinne einwirken.

„Während nämlich durch das Strömen der Mikromeren nach der dorsalen Lippe zu eine Verschiebung derselben nach unten eintritt, bewirkt die entgegengesetzte Bewegung der Makromeren eine Verlagerung des Schwerpunktes, durch welche eine Drehung des Eies erfolgt, derart, dass durch dieselbe die dorsale Blastoporuslippe gleichfalls nach unten verlagert wird. Wenn wir daher rein deskriptiv von einer Bewegung der dorsalen Lippe um  $75^{\circ}$  sprechen, so müssen wir uns dessen bewusst sein, dass diese Bewegung durch die beiden oben erwähnten Faktoren hervorgebracht wird, deren genaue Werte zu be-

stimmen mir zur Zeit noch nicht möglich gewesen ist, da infolge der beiden einander entgegengesetzten Bewegungsrichtungen der Zellen keinerlei Punctum fixum am Ei vorhanden ist, nach welchem man die betreffenden Werte genau berechnen könnte.

Die Rückdrehung des Eies tritt kurze Zeit, nachdem die ventrale Blastoporuslippe sich gebildet hat, ein, sie beträgt, wie es O. Schultze angegeben hat, ca. 90°. Während der Rückdrehung des Eies erfolgt die Zusammenziehung des kreisförmigen Blastoporus und die Afterbildung.“

Die Ergebnisse dieser Beobachtungen für die Lage der embryobildenden Teile zum Blastoporusrande finden sich in einem auf der

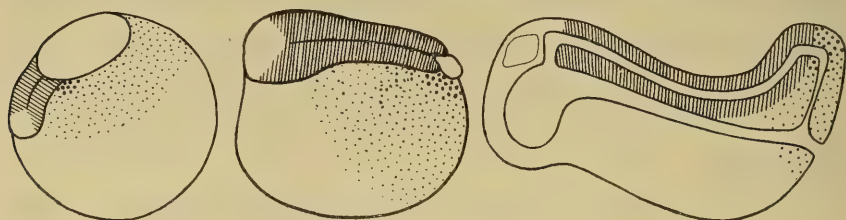


Fig. 1.

Fig. 2.

Fig. 3.

Die drei Figuren sind schematische Darstellungen über die Lage des kopfbildenden Bezirks und der Wachstumszone für Rumpf und Schwanz bei drei aufeinanderfolgenden Stadien.

Durch Schraffierung ist der dorsale Teil der Wachstumszone, durch dicke Punkte der ventrale Teil derselben bezeichnet (nach Fr. Kopsch).

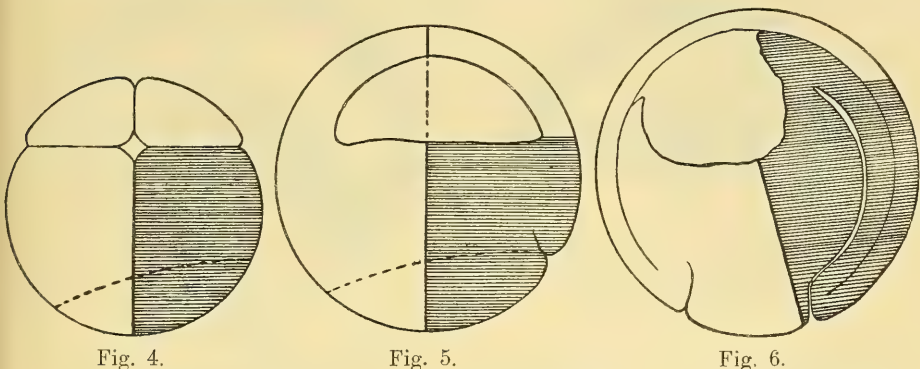
XII. Versammlung der Anatomischen Gesellschaft in Kiel gehaltenen Vortrag [13] desselben Autors. Die Angaben beziehen sich auf *Rana fusca*, *esculenta*, *Siredon pisciformis*. Zur Erläuterung dienen drei schematische Figuren, welche ich hier kopiere.

Diese Figuren zeigen, dass der kopfbildende Bezirk vor der dorsalen Blastoporuslippe gelegen ist und dass die Wachstumszone für Rumpf und Schwanz in der Gegend des freien Schenkels des u-förmigen Blastoporus liegt.

„Die Verlängerung des Embryo tritt schon ein während der Zusammenziehung des durch Bildung der ventralen Lippe kreisförmig gewordenen Blastoporus infolge Auswachsens der Wachstumszone nach hinten hin, was sich z. B. bei *Rana esculenta* durch eine birnförmige

Gestalt dieses Stadiums andeutet. Nach der Bildung des Canalis neurentericus liegt die Wachstumszone zu beiden Seiten desselben.“

Die Umlagerung des Zellenmaterials während der Gastrulation, die Bewegung der dorsalen Blastoporuslippe sowie die Drehungen des Eies im Verlauf der Gastrulation unter Zugrundelegung der natürlichen Masse und unter Berücksichtigung der normalen Stellung des Eies hat derselbe Autor in fünf Figuren einer anderen Arbeit [15] gegeben, welche ich ebenfalls hier kopiere (s. Seite 19 u. 20).



Schemata (nach Fr. Kopsch), um die Materialverlagerung bei der Gastrulation zu zeigen.

Fig. 4 stellt einen Sagittalschnitt durch das Achtzellenstadium dar, die punktierte Linie die Grenze des hellen Feldes. Die schraffierten Regionen bezeichnen entsprechende Teile.

Fig. 5. Sagittalschnitt durch eine junge Gastrula. Die Einstülpung hat vor kurzem begonnen.

Fig. 6. Die dorsale Blastoporuslippe ist seit Beginn der Gastrulation ungefähr  $50^\circ$  über das weisse Feld gewandert, die Dotterzellen sind am Dach der Furchungshöhle in die Höhe geschoben. Die in Figur 5 noch senkrecht stehende zweite Furchungsebene ist ebenso wie die Furchungshöhle von der senkrechten Stellung abgewichen infolge der Verschiebung der Dotterzellen nach der dorsalen Blastoporuslippe hin. Die ventrale Blastoporuslippe ist gebildet.

In demselben Jahre (1894) veröffentlichte Eycleshymer [5] Untersuchungen an verschiedenen Amphibienspezies (*Amblystoma punctatum*, *tigrinum*, *Necturus*, *Rana*). Er beobachtete die normale Entwicklung und machte Anstichversuche. Eine Verletzung in der Mitte der animalen Hälfte auf frühen oder späten Furchungsstadien angebracht, findet sich später in der Kopfgegend des Embryos. Eine Verletzung an der dorsalen Lippe bei Anfang der Gastrulation zeigt später ver-



schiedene Lagerung zum Embryo. Ist sie indessen zur Zeit des u-förmigen Blastoporus an der dorsalen Lippe erfolgt, so findet sie sich später im hinteren Drittel des Embryos. Eine an der ventralen Blastoporuslippe angebrachte Marke erscheint später am hinteren Ende des Embryos. Wenn aber zur Zeit des spaltförmigen Blastoporus ein Einstich am Äquator genau gegenüber dem Blastoporus gemacht wird, so liegt die verletzte Stelle später unter dem kaudalen Stück des Embryos.

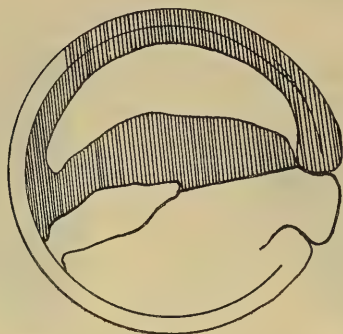


Fig. 7.



Fig. 8.

Schemata (nach Fr. Kopsch), um die Materialverlagerung bei der Gastrulation zu zeigen.

Fig. 7. Der Dotterpfropf ist kleiner geworden, das ganze Ei hat sich um eine auf der Symmetrieebene senkrecht stehende Achse gedreht. Die Furchungshöhle ist schmal geworden; sie ist eine wichtige Marke für die Abgrenzung des durch die zweite Furchungsebene geschiedenen Materials, insofern als in ihrem Bereich kein Zweifel über die Abstammung der ihr anliegenden Dotterzellen bestehen kann. Da die Zusammenziehung des Blastoporus vom Stadium der Figur 6 bis zur Figur 7 annähernd konzentrisch erfolgt, ist der den unteren Pol schneidende Punkt der zweiten Furchungsebene in das Innere der Gastrula verlagert.

Fig. 8. Die Drehung des ganzen Eies ist beendet, der Blastoporus ist bis auf eine kleine Oeffnung geschlossen. Der quere Hirnwulst macht sich bemerkbar. Die Lage der ersten Furchungsebene kann sich gegenüber dem in Figur 7 abgebildeten Stadium in nur unerheblichem Masse verschoben haben, da die Verkleinerung des Blastoporus von dem Stadium der Figur 7 an wesentlich durch die Zusammenziehung der ventralen Blastoporuslippe unter Bildung der Afterrinne erfolgt. Die Richtung der zweiten Furchungsebene verläuft demnach von kaudal oben nach vorne unten, infolge der vom Stadium der Figur 7 bis zum Stadium der Figur 8 eingetretenen Rückdrehung der Gastrula.

Eycleshymer schliesst aus seinen Beobachtungen, dass ein Bezirk am oberen Eipol die Basis vom Kopf des Embryos ist, und dass das Zellenmaterial zwischen dem oberen Eipol und der dorsalen Blastoporus-

lippe die vordere Hälfte des Embryos bildet. Ueber die Entstehung des hinteren Endes des Embryos erlaubt er sich gar kein abschliessen des Urteil. Der Schwanz aber entsteht durch Coalescenz der Blastoporuslippen.

Die Ansichten von Kopsch sind in der folgenden Zeit von einer Anzahl Autoren angenommen und bestätigt worden, so von Graham Kerr [9]; er bezeichnet die durch Kopsch angewendete Methode als: „the only really reliable method of investigation“ und sagt in Bezug auf die Bewegung der Blastoporuslippe bei Lepidosiren: „My own conclusions with regard to the part played by backward movement of the blastopore lip agree closely with those reached by Kopsch for Amphibia, and my support of his views is strengthened by the fact that I had not seen his paper until I had finished my observations of the phenomenon in Lepidosiren.“

Auch Keibel spricht sich in seinem Referat über Gastrulation und Keimblattbildung der Wirbeltiere [8] dahin aus, dass „Kopsch im allgemeinen das Richtige getroffen hat“.

Die Untersuchungsmethoden von Kopsch hat bisher nur H. V. Wilson [27] benutzt und auch im wesentlichen die Resultate von Kopsch bestätigt, wenn auch seine Darstellung im einzelnen etwas abweicht.

Wilson experimentierte mit Eiern von *Chorophilus feriarum*, *Amblystoma* und anderen Froscheiern. Er verfolgte erstens die Zellenbewegungen durch direkte, ununterbrochene Beobachtung des lebenden Eies, zweitens fertigte er von den lebenden Eiern in ähnlicher Weise, wie es Kopsch getan, photographische Aufnahmen, drittens machte er Anstichversuche. Er schliesst aus seinen Untersuchungen, dass die dorsale Blastoporuslippe die Makromeren überwächst und dass die Nervenplatte zum Teil von der schwarzen Hemisphäre, zum Teil von der abwärts wachsenden dorsalen Blastoporuslippe gebildet wird.

Wie man sieht, zieht der Autor dieselben Schlüsse, zu welchen Assheton und Kopsch gekommen sind. Infolgedessen spricht er sich auch gegen die Konkrescenzlehre aus, soweit sie den Frosch anbetrifft.

Die *Asyntaxia medullaris*, auf welcher Hertwig fusst, entsteht nach diesem Autor durch eine Spaltung der dorsalen Lippe.

Gegenüber dieser Gruppe von Autoren hat aber vor drei Jahren Bertacchini [3] aus Anstichversuchen geschlossen, dass die dorsalen Organe des Embryos im Blastoporusrande liegen und dort bereits differenziert sind, ehe die Blastoporusränder sich zur Bildung des Embryos aneinanderlegen. Er lässt die dorsale Blastoporuslippe einen Weg von etwas weniger als  $180^\circ$  über die weisse Hemisphäre zurücklegen und ist der Meinung, dass die ventrale Blastoporuslippe ein *Punctum fixum* ist.

Bertacchini schliesst sich demnach vollständig den Anschauungen von Roux an.

Oscar Schultze [26] selber hat neuerdings seinen alten Standpunkt wieder vertreten, indem er in Uebereinstimmung mit seinen früheren Angaben glaubt nachweisen zu können, dass von einer nennenswerten Verschiebung der dorsalen Lippe über die Eioberfläche keine Rede ist.

#### IV. Beschreibender Teil.

##### *Embryo I.*

(Tafel II, Figuren 1, 2, 3, 4.)

Dieser Embryo ist das Resultat einer Operation, welche von Fr. Kopsch im Jahre 1896 an einer grösseren Anzahl Embryonen von *Rana fusca* vorgenommen wurde. Er stammt von demselben Material, aus dem die weiter unten beschriebene Doppelbildung gewonnen worden ist. Die Befruchtung erfolgte am 19. März 1896 um  $1\frac{1}{2}$  Uhr, die erste Furche trat auf um  $6\frac{1}{2}$  Uhr, also genau nach fünf Stunden.

Die Operation findet statt am 20. März, in der Zeit von 6—8 Uhr abends zur Zeit der eben gebildeten dorsalen Urmundlippe, und zwar an derjenigen Stelle, an welcher später das Auftreten der linken seitlichen Blastoporuslippe zu erwarten ist (siehe Textfigur 9).

Die Operationsstelle ist von bedeutender Grösse.

Am nächsten Tage (21. März 1896 vormittags 10 Uhr), d. h. nach  $44\frac{1}{2}$  Stunden, sind die unter normaler Bedingung gehaltenen nicht operierten Eier derselben Brut auf dem Stadium des engen Blastoporus. Die operierten Eier sind ebenso weit entwickelt, nur zeigen sie die Veränderungen, welche durch die Operation gesetzt sind. Diese bestehen darin, dass der Blastoporus eine unregelmässige Form an-

genommen hat, da das durch die Operation gebildete tote Material die normale Bewegung der Zellen gehindert hat.

An demselben Tage, nachmittags 5 Uhr, also  $55\frac{1}{2}$  Stunden nach der Befruchtung, haben die unter normalen Bedingungen gehaltenen nicht operierten Eier derselben Brut das Stadium erreicht, in welchem die Medullarplatte eben anfängt, sichtbar zu werden. Die operierten Embryonen sind um ein geringes in der Entwicklung zurückgeblieben. Eine Stunde später jedoch ist auch an diesen die Medullarplatte deutlich zu erkennen. Bei der Mehrzahl der operierten Eier ist das abgetötete Material vollkommen abgestossen worden und befindet sich in dem perivitellinen Raume. Die dadurch „gereinigte“ Wundfläche erhält im Laufe der Weiterentwicklung ein glattes Aussehen, indem die Zellen eine regelmässige Anordnung annehmen. Dieser Vorgang findet zwar nicht bei allen operierten Eiern statt, aber doch bei der Mehrzahl, und zu letzteren gehört auch der vorliegende Embryo.

Die operierten Eier werden am 22. März 6 Uhr abends konserviert, also  $76\frac{1}{2}$  Stunden nach der Befruchtung (72 Stunden nach der Operation).

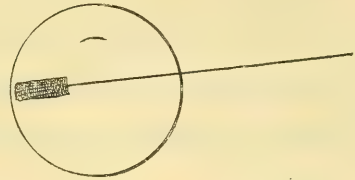


Fig. 9.

Die Entwicklung seines Kopfes (Tafel I, Figur 1) entspricht derjenigen, welche normale Embryonen ungefähr 12 Stunden (bei  $12-14^{\circ}$  C.) nach Schluss des Medullarrohres zeigen. Dieses ist besonders sinnfällig an der Anlage der Haftorgane, die schon recht deutlich ausgebildet sind. Die Medullarfalten des Kopfes liegen in der Mittellinie dicht aneinander, so dass sie sich berühren; sie weichen aber kaudalwärts auseinander. Der Kiemenbogenwulst ist auf der rechten Seite deutlich dem Stadium entsprechend ausgebildet. In seinem dorsalen Abschnitt wird er durch eine flache, dorsoventral verlaufende Furche in zwei Wülste, einen kranialen und einen kaudalen geschieden, welche ventral miteinander zusammenhängen, da die Rinne im ventralen Abschnitt des Kiemenbogenwulstes noch fehlt. Auf der linken Seite ist der Kiemenbogenwulst noch nicht deutlich zu erkennen.

Am Rumpfabschnitt des Embryos ist nur der rechte Medullar-



wulst in normaler Grösse vorhanden; er ist stark lateralwärts gebogen, während er unter normalen Verhältnissen in ganz gerader Richtung und dicht neben der Mittellinie liegend über die dorsale Fläche des Embryos verlaufen müsste. Nach links von diesem Medullarwulst liegt die Medullarrinne als Fortsetzung des Medullarrohres bezw. der Medullarrinne des vorderen Körperabschnittes dieses Embryos. Links neben der Medullarrinne verläuft ein niedriger Wulst parallel zum rechten Medullarwulst, jedoch bedeutend niedriger als dieser. Dieser Wulst ist die direkte Fortsetzung des linken Medullarwulstes. Links von diesem Gebilde befindet sich ein grosses Loch, aus welchem die hellen Dotterzellen herausragen. Die Oberfläche derselben ist glatt und gleichmässig. Die rechte Hälfte vom Umkreise dieses Loches wird gebildet von dem eben erwähnten Wulste, den wir als rechten Medullarwulst bezeichnet haben. Von diesem Wulst ist die Masse der Dotterzellen getrennt durch einen mehr oder weniger breit klaffenden Spalt, der in die Darmhöhle des Embryos hineinführt. Die linke Hälfte des Umkreises des Loches wird ebenfalls von einem Wulst gebildet, welcher gleichfalls als Fortsetzung des linken Medullarwulstes des Kopfes erscheint.

Der Embryo wird zerlegt in eine Querschnittsserie von 94 Schnitten à 20  $\mu$ .

Die Durchmusterung der Serie ergibt folgendes:

Am vorderen Teil des Kopfes berühren sich die dorsalen Ränder der Medullarfalten, wie es ja schon bei der Beschreibung des Flächenbildes hervorgehoben worden ist. Die Kopfdarmhöhle ist schon vorhanden. Am hinteren Teil des Kopfes klafft die Medullarrinne noch verhältnismässig weit (Tafel II, Figuren 2, 2a), und dieses nimmt, je mehr kaudalwärts man in der Betrachtung der Serie fortschreitet, immer mehr zu. Die beiden Medullarwülste sind im Bereich des späteren Hinterhirns annähernd gleich stark und gleich hoch. Je weiter man aber in der Betrachtung der Serie kaudalwärts fortschreitet, desto stärker tritt an der linken Hälfte eine flächenhafte Ausbreitung des Zellmaterials auf. Die Chorda ist sehr deutlich abgegrenzt und von normaler Stärke. Das mittlere Keimblatt zeigt im Kopfbezirk zwar einige Unregelmässigkeiten, ist jedoch links und rechts von der Chorda

deutlich vorhanden. Im hinteren Teil des Kopfes biegen Chorda, Ursegmentmesoderm und linke Hälfte des Medullarrohres nach rechts ab, wie es dem Aussehen des Flächenbildes entspricht, und zwar um so mehr, je näher man dem durch die Operation gesetzten Loche kommt.

Auf demjenigen Schnitte, welcher gerade noch den kranialen Rand des Loches trifft (Tafel II, Figuren 3, 3a) ist folgender Zustand vorhanden:

Der rechte Medullarwulst ist hoch erhoben. An seinem medialen Abhange befindet sich die Medullarrinne und links davon die linke Hälfte der Rückenmarksanlage im Zustand der Medullarplatte. Ventral vom rechten Medullarwulst befindet sich die Chorda, deren Querschnitt von normaler Grösse ist, wie sie dem Entwicklungsstadium, in welchem sich der Embryo befindet, zukommt.

Das rechte Ursegment und Seitenplattenmesoderm ist noch eine zusammenhängende Masse; links von der Chorda befindet sich unterhalb der linken Hälfte der Rückenmarksanlage das linke Ursegmentmesoderm, welches auf diesem Schnitte seitlich nicht mehr zusammenhängt mit dem wohldifferenzierten Seitenplattenmesoderm der linken Körperhälfte.

Auf den weiter kaudalwärts gelegenen Schnitten ist dieser Zusammenhang noch vorhanden. Ventral von der Chorda und dem linken Ursegmentmesoderm liegt das einschichtige Epithel der dorsalen Darmwand, unter dem sich das spaltförmige Darmlumen befindet.

Das soeben geschilderte Bild bleibt in seinen wesentlichen Zügen durch den ganzen weiter kaudalwärts folgenden Körperabschnitt erhalten und erlangt dort stellenweise eine noch grössere Klarheit. Als Beispiel sei hier ausgewählt ein Schnitt genau durch die Mitte des Loches (Tafel II, Figuren 4, 4a).

Auch an diesem Schnitt steht ebenso wie am vorhergehenden der linke Medullarwulst senkrecht; die Chorda von normalem, dem Alter des Embryos entsprechenden Querschnitt liegt hier ventral von der Medullarrinne; rechts von derselben befindet sich das Ursegment- und Seitenplattenmesoderm der rechten Körperhälfte, links das Ursegmentmesoderm der linken Körperhälfte, über dem sich in dorsaler Richtung die linke Medullarplatte befindet. Letztere setzt sich fort in eine ein-

schichtige Zellenlage, welche die linke seitliche Fläche des Mesoderms überkleidet und deren ventrale Zellen die dorsale Wand eines Spaltes bilden, welcher als Darmlumen anzusprechen ist. Der Boden dieses Spaltes wird gebildet von den Dotterzellen. Links von diesem Spalt befindet sich die Masse der Dotterzellen, die hier frei zu Tage liegen. Die Begrenzung der Dotterzellen nach links hin wird gebildet durch den am Flächenbilde erwähnten Wulst. Dieser zeigt weder an diesem Schnitt noch an irgend einem anderen Schnitt der Serie irgend welche Differenzierungen, die als Medullarplatte, Chorda, Ursegmentmesoderm gedeutet werden könnten. Er besteht lediglich aus dem Seitenplattenmesoderm der linken Körperhälfte, welches dorsalwärts von einer einschichtigen ektodermalen Zellenlage umhüllt ist.

Die weiter kaudalwärts von dem geschilderten Schnitt vorhandenen Zustände der beschriebenen Organe sind insofern dieselben, wie an dem eben besprochenen Schnitte, als zusammen mit dem linken Medullarwulst und der Chorda auch die linke Medullarplatte und das linke Ursegmentmesoderm verlaufen, während der links von dem Loche gelegene Wulst die dorsale, von einem einschichtigen Ektoderm überzogene Kante des linken Seitenplattenmesoderm ist. An den Schnitten durch das kaudale Stück des Embryos ist infolge der ungünstigen Schnitt-richtung und des wenig differenzierten Zustandes kein bestimmter Befund mehr zu erheben.

### *Embryo II.*

(Tafel II, Figuren 5, 6 a; Tafel III, Figuren 6, 7, 8, 9, 10.)

Der folgende Embryo wurde erhalten nach der Methode, welche Oscar Schultze zur Erzeugung von Doppelbildungen bei Fröschen angegeben hat. Die Eier, welche zu diesem Versuche benutzt wurden, sind befruchtet worden um 1 $\frac{1}{2}$  Uhr am 19. März 1896; die erste Furche trat auf um 6 $\frac{1}{2}$  Uhr, also nach fünf Stunden. Die Art, auf die derselbe erhalten wurde, weicht insofern von Schultze'schen Vorschriften ab, als das Ei nicht sofort nach Entnahme aus dem Uterus des Weibchens auf den Objektträger gebracht und alsdann befruchtet wurde. Vielmehr wurde das Ei erst im Stadium der beginnenden Zweiteilung auf einen Objektträger gebracht, so dass der weisse Pol

genau nach unten gerichtet war, und dann ein anderer Objektträger zur Kompression des Eies aufgelegt. Der Abstand der beiden Objektträger, zwischen denen das Ei sich befindet, beträgt 1,6 mm. Der Zusammenhang beider Objektträger wird durch Umlegung von zwei kräftigen Gummiringen, welche durch Abschneiden von Stücken eines roten gewöhnlichen Gasschlauches gemacht werden, erzielt.

Das Ei wird umgedreht zur Zeit, in welcher die erste Furche den Äquator erreicht hat.

Es wurde immer nur *ein* Ei zwischen zwei Glasplatten komprimiert.

Von zwölf so vorbereiteten Eiern hatten drei sich nicht gedreht und liessen das von Oscar Schultze beschriebene schmale helle Band erkennen, das über die nach oben gekehrte, frühere untere Hälfte des Eies verlief. Ein viertes Ei zeigte zwei getrennte helle Felder an symmetrischen Stellen seiner nach oben gekehrten unteren Hälfte.

Die Kompression dauert im ganzen vier Stunden. Nach Aufhebung der Kompression kommt der Objektträger, auf welchem das Ei sich befindet, in eine grosse Schale mit Wasser.

Die Gastrulation beginnt genau zu derselben Zeit wie bei den normalen Eiern, am 20. März, nachmittags 4 Uhr, also 26½ Stunden nach der Befruchtung. Von den beiden besten komprimierten Eiern sind von Dr. Fr. Kopsch photographische Aufnahmen gemacht worden zur Feststellung der Zellenbewegungen während der Gastrulation.

Von der Gastrulation des vorliegenden Embryos ist eine gute Photographie vorhanden aus der Zeit des u-förmigen Blastoporus (fünf Stunden nach Beginn der Gastrulation).

Bevor ich dieses Bild näher beschreibe und analysiere, soll noch das Aussehen des Eies im Anfang der Gastrulation geschildert werden.

Während der Furchung hatte das Ei, welches nach Aufhebung der Kompression seine freie Beweglichkeit innerhalb der Eihüllen wiedergewonnen hatte, die normale Stellung angenommen, so dass die Eihälfte, über welche das helle Band verläuft, die untere ist. Zu Beginn der Gastrulation entstehen an symmetrischen Stellen des hellen Bandes zwei Einstülpungen, die sich allmählich vergrössern und dabei einander immer näher kommen, teils dadurch, dass die hufeisenförmigen Spalten grösser werden, teils durch die Zellenbewegungen bei der Gastrulation,



wie sie zum ersten Male von Fr. Kopsch erkannt und beschrieben worden sind.

Fünf Stunden nach Beginn der Gastrulation, also zu einer Zeit, in welcher bei der normalen Gastrulation eben die Bildung der ventralen Blastoporuslippe beginnt, wird eine photographische Aufnahme der Unterseite des Eies angefertigt, welche auf Tafel II, Figur 5 reproduziert ist.

Die beiden hufeisenförmigen Blastopori sind miteinander zu einem einheitlichen Gebilde von ebenfalls hufeisenförmiger Gestalt verschmolzen, so dass man ohne Kenntnis der früheren Zustände am Ei glauben könnte, einen einfachen Blastoporus und nicht vielmehr zwei miteinander verschmolzene vor sich zu haben. Die anscheinend einheitlichen Blastoporuslippen umgeben einen Dotterpfropf, welcher aus zwei hellen Feldern besteht, deren Grenze durch einen Streifen dunklerer Zellen bezeichnet wird. Dieser dunklere Streifen ist die Grenze der beiden Embryonen. An dem rechts von diesem dunkleren Streifen gelegenen Teile des Dotterpfropfs ist eine Bewegung der hellen Zellen zu erkennen in einer Richtung, die unter einem Winkel von ca.  $45^{\circ}$  zu der Symmetrieebene der beiden Gastrulae verläuft, die durch den genannten dunkleren Streifen bezeichnet ist.

An dem links von dem dunklen Streifen gelegenen Teile des Dotterpfropfes ist die Strömung der Zellen nicht so deutlich, doch zeigen eine Anzahl derselben ebenfalls eine Bewegung, die unter einem Winkel von ca.  $45^{\circ}$  zur Symmetrieebene steht. Zu bemerken ist ausserdem noch, dass die Peripherie der Doppelbildung keine glatte Kreislinie ist, sondern unregelmässig mit leichten Biegungen verläuft, was nach den Erfahrungen von Kopsch auf eine lebhafte Zellenbewegung der oberflächlichen Zellen hindeutet.

Im weiteren Verlauf der Gastrulation dieser Doppelbildung bildet sich zu der anscheinend einheitlichen dorsalen Blastoporuslippe eine anscheinend einheitliche ventrale Blastoporuslippe aus; der Urmund wird allmählich kleiner, das Gesamtaussehen des Embryos gleicht völlig dem eines normalen.

Am 22. März, also am Anfang des dritten Tages nach der Befruchtung, erkennt man am vorliegenden Embryo zwei gut entwickelte,

anscheinend gleich grosse Köpfe (Textfigur 10), welche auf einem verhältnismässig grossen gemeinsamen Bauche sich befinden und deren Achsen unter einem Winkel von ca  $120^{\circ}$  einander treffen. Das hintere Ende der Doppelbildung ist ein scheinbar einheitliches Gebilde. Am nächsten Tage aber zeigt es sich, dass auch der hintere Körperabschnitt der Doppelbildung kein einfaches Gebilde ist, sondern wahrscheinlich zwei miteinander eng verbundene Körper darstellt.

Die Bauchfläche ist nicht glatt wie bei normalen Eiern, sondern zeigt zahlreiche kleinere und grössere Höcker.

Der linke Kopf ist erheblich kleiner als der rechte.

Am darauffolgenden Tage, also am Ende des fünften Tages nach der Befruchtung, wird der Embryo konserviert. Seine äussere Gestalt und sein innerer Aufbau sollen im folgenden näher beschrieben werden (Tafel II, Figur 6a; Tafel III, Figur 6).

Die Köpfe beider Embryonen sind von recht ungleicher Grösse. Der rechte ist der stärkere und ist im ganzen besser ausgebildet als der linke. Am linken Kopfe ist das Gehirn klein, und es scheinen keine Augenblasen angelegt zu sein. Auch die Saugnäpfe, welche beim rechten Kopfe kräftig ausgebildet sind, scheinen am linken Kopfe zu fehlen.

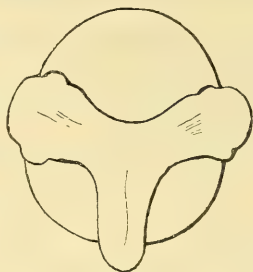


Fig. 10.

Der hintere Körperabschnitt besitzt zwei dorsale Flossensäume; die ventralen Teile scheinen dagegen einheitlich zu sein.

Die Doppelbildung wird zerlegt in eine Serie von Schnitten à  $10\ \mu$ . Die Schnittrichtung verläuft quer zur Längsachse der besser ausgebildeten Hälfte der Doppelbildung (Tafel III, Figur 6), so dass die ersten Schnitte ausschliesslich das vordere Körperende des rechten Embryos treffen. Bei diesem bestätigt die Schnittuntersuchung das Vorhandensein der schon bei der Flächenbildung beschriebenen Haftorgane. Auch das Gehirn ist im wesentlichen normal gebildet. Eine linke und rechte Augenblase ist vorhanden, in welchen das Linsenbläschen deutlich ausgebildet ist. Letzteres ist in beiden Augen auf vier Schnitten getroffen, hat also einen Durchmesser von  $40\ \mu$ . Das äussere Blatt des sekundären Augenbechers erscheint als schmale, pigmentierte, einschichtige Zellen-

lage, während das wohl sechsmal dickere innere Blatt des Augenbechers mit Ausnahme des Umschlagsrandes völlig pigmentfrei ist.

In der Höhe, wo die Augenblasen im Schnitte nicht mehr vorhanden sind, beginnt das vordere Ende der Chorda dorsalis sichtbar zu werden, die in den nächstfolgenden Schnitten einen bedeutenden Durchmesser erreicht.

Linkes und rechtes Gehörbläschen sind vorhanden. Das linke ist in 18 Schnitten getroffen, ist also  $180\ \mu$  gross. Das rechte Gehörbläschen hat ebenfalls einen Durchmesser von  $180\ \mu$ . Dicht hinter dem Gehörbläschen beginnen die Ursegmente und wenige Schnitte weiter kaudalwärts der Vornierengang, welcher schon ein deutliches Lumen besitzt und dessen Wand auch im Querschnitt aus ungefähr 10—12 Zellen besteht. Ursegmente sowie Vornierengang sind links und rechts gleich kräftig ausgebildet. Eine genaue Bestimmung der Zahl der Ursegmente ist an dem rechten Embryo der Doppelbildung nicht gut möglich, da derselbe in eine Querschnittsserie zerlegt worden ist. Besser gelingt dieses an dem linken Embryo der Doppelbildung, dessen kraniale Ursegmente längs geschnitten sind.

An diesem linken Embryo der Doppelbildung ist es sehr gut möglich, die Ursegmente zu zählen. Von derjenigen Stelle aus, an welcher die rechte Ursegmentreihe des linken Embryos mit der linken Ursegmentreihe des rechten Embryos zusammentrifft, ergeben sich in kranialer Richtung deutlich acht Ursegmente (Tafel III, Figur 7).

Es ist wahrscheinlich, dass die Zahl der Ursegmente auf der angegebenen Strecke (von der Vereinigungsstelle der beiden Hälften der Doppelbildung an bis zum Gehörbläschen) des linken Embryos noch etwas grösser ist, doch lässt sich dieses nicht mit genügender Sicherheit bestimmen, da das vordere Kopfbende des linken Embryos infolge seiner Krümmung in einer die Orientierung ausserordentlich erschwerenden Richtung geschnitten ist.

Ich unterlasse es daher, die Zahl der Ursegmente genau anzugeben, zumal da es für den mit dieser Arbeit verfolgten Zweck vollkommen ausreichend erscheint, zu wissen, dass wenigstens sieben Ursegmente vor der Vereinigungsstelle der beiden Ursegmentreihen sich befinden.

Am kranialen Ende des linken Embryos sind die Gehörbläschen deutlich beinahe in derselben Grösse, wie beim rechten Embryo ausgebildet; das linke Gehörbläschen ist auf 16 Schnitten, das rechte auf 14 Schnitten getroffen. Sie haben somit einen Durchmesser von  $160\ \mu$  bzw.  $140\ \mu$ , sind also nur um wenig kleiner wie die Gehörbläschen der rechten Körperhälfte.

Ihre Lage jedoch entspricht nicht dem normalen Verhalten, da sie ventral von dem Zentralnervensystem gelegen sind.

Der Gehirnabschnitt des Embryos ist schlecht ausgebildet, denn ein Zentralkanal ist nicht zu erkennen, und auch am Gehirn können die einzelnen Gehirnblasen überhaupt nicht abgegrenzt werden.

Augenblasen sind an dem linken Körperabschnitt nicht gebildet worden.

Die Kiemenblättchen-ähnlichen Anhänge des linken Embryos erweisen sich bei der mikroskopischen Betrachtung als einfache Ektodermzapfen.

Betrachten wir nun denjenigen Körperabschnitt der Doppelbildung, welcher kaudalwärts von der Stelle sich befindet, an welcher das siebente rechte Ursegment des linken Embryos mit der linken Ursegmentreihe des rechten Embryos zusammentrifft.

Zunächst muss bemerkt werden, dass die Medianebenen der beiden Embryonen nicht unter gleichem Winkel zu ihrer gemeinsamen Symmetrieebene stehen, sondern dass die Medianebene des linken Embryos einen grösseren Winkel mit der gemeinsamen Symmetrieebene bildet (vergl. die Schnittbilder Tafel III Figur 8, 9).

Die Ursegmente des kaudalen Stückes des linken Embryos sind erheblich schwächer (zellenärmer) als die des rechten Embryos. Das Medullarrohr, dessen Querschnitt anfangs ebenso gross wie derjenige des rechten Embryos ist, wird um so schwächer, je weiter kaudal man die Serie verfolgt (Tafel III Figur 8).

Eine Chorda ist im kaudalen Teil des linken Embryos nicht zu erkennen. Seine dorsale Schwanzflosse ist anfangs kräftiger als diejenige des rechten; sie wird nach dem kaudalen Ende zu allmählich schwächer, bleibt aber annähernd ebenso stark als die des rechten Embryos und verschwindet erst eine kurze Strecke weit dicht vor der Schwanzspitze der Doppelbildung.



Die linke Ursegmentreihe des rechten Embryos berührt sowohl die linke wie die rechte Ursegmentreihe des linken; dies ist eine Folge der eigentümlichen Lage der beiden Embryonen zueinander. Beim Verfolgen der Serie in kaudaler Richtung ist zuerst das linke Ursegmentmesoderm des linken Embryos nicht mehr deutlich zu erkennen; und zwar hört zunächst das rechte Ursegmentmesoderm des rechten Embryos vollständig auf, und noch weiter kaudalwärts verschmilzt das auf einen dünnen Strang reduzierte Medullarrohr des linken Embryos mit dem Medullarrohr des rechten (Tafel III Figur 9).

Der Zuwachs an Masse, welchen das linke Medullarrohr dadurch und zwar an seiner dorsalen Wand erhält, macht sich noch eine Strecke weit kaudalwärts bemerklich, nämlich ungefähr auf zwölf Schnitten ( $120\mu$ ).

Von dieser Stelle an weist nur noch das Vorhandensein der doppelten dorsalen Flosse und das zwischen ihr und dem Medullarrohr vorhandene stark entwickelte embryonale Bindegewebe (Tafel III Figur 10) auf die Zusammensetzung dieses Körperabschnittes aus zwei Anlagen hin.

#### V. Ergebnisse.

Betrachten wir zunächst den Embryo I. Derselbe ist operiert worden eben bei Beginn der Gastrulation an einer Stelle, wo später die linke seitliche Blastoporuslippe erscheinen wird. Von Bedeutung ist hierbei, dass die Operationsstelle gross ist und einen verhältnismässig grossen Zellenkomplex zerstört hat. Das Resultat dieser Operation ist ein Embryo, dessen Kopfende annähernd symmetrisch gebildet ist und dessen hinteres Körperende aus einer vollständigen rechten und einer unvollständigen linken Hälfte besteht. Die Unvollständigkeit liegt darin, dass die seitlichen Teile des Mesoderms und die Medullarplatte fehlen, während das Ursegmentmesoderm, die medialen Teile der Medullarplatte der linken Körperhälfte mit der rechten Körperhälfte verbunden sind. Die Chorda ist genau so kräftig ausgebildet, wie sie bei einem normalen, nicht operierten Embryo auf diesem Stadium sein muss.

Von besonderer Bedeutung ist ausserdem die Tatsache, dass die Entwicklung des operierten Embryos genau gleichen Schritt gehalten hat mit den normalen nicht operierten Embryonen, weil hieraus der

Schluss gezogen werden kann, dass Reparations- und Umdifferenzierungsvorgänge nicht eingetreten sind.

Die Ausbildung dieses Embryos ist durchaus anders, als es nach der von Roux vertretenen Anschauung der Fall sein sollte.

Nach diesem Autor ist als Resultat der Operation eine Asyntaxia medullaris zu erwarten, deren rechte Körperhälfte rechts vom Dotterpfropf sich befindet und aus einer halben Chorda, einem halben Medullarrohr und dem Mesoderm der rechten Körperhälfte besteht, während die linke Körperhälfte in der Mitte eine Unterbrechung infolge der Operation besitzen, aber sowohl kranial wie kaudal von dieser Unterbrechungsstelle dem Alter des Embryos entsprechend differenziert sein müsste. Der Zustand der linken Körperhälfte würde alsdann derart sein, dass kranial und kaudal von der Operationsstelle dieselben Zustände wie auf der rechten Hälfte des Eies vorhanden wären. Vor allen Dingen aber hätte die Ausbildung des hinteren Körperendes sich auch wieder der Norm entsprechend gestalten müssen.

Von diesen bei Annahme von Roux's Anschauungen zu erwartenden Zuständen ist am vorliegenden Embryo nichts zu sehen, vielmehr besteht der Wulst, welcher den Dotterzellenpfropf von der linken Seite her umsäumt, ausschliesslich aus Seitenplattenmesoderm und einer dünnen ektodermalen Zellenlage.

Dagegen ist das erhaltene Resultat mit Leichtigkeit zu erklären, wenn man die Ansichten, welche Kopsch und Assheton entwickelt haben, zu Grunde legt.

Nach diesen Autoren liegt das Material, aus welchem die dorsalen Organe des Embryos entstehen, vor der dorsalen Blastoporuslippe, während sich die ventralen Teile des späteren Embryos im Umkreis der ventralen Blastoporuslippe befinden. Eine Operationsstelle, im vorliegenden Fall an derjenigen Stelle des Urmundes angebracht, an welcher dorsale und ventrale Abschnitte aneinanderstossen (vergl. die schematischen Figuren von Kopsch), wird demnach nur eine Unterbrechung zwischen dorsalen und ventralen Teilen des Embryos herbeiführen, wie es ja auch bei unserem Embryo der Fall ist.

Vor der dorsalen Blastoporuslippe liegt nach Kopschs Anschauung zur Zeit des ersten Auftretens der Einstülpung der prächordale Teil

des Kopfes. Die an diesen Bezirk sich seitlich und nach hinten anschliessenden Bezirke, d. h. diejenigen Stellen der Eioberfläche, welche zur Zeit des u-förmigen Blastoporus in der Nähe des dorsalen Blastoporusrandes liegen, bilden erstens den von der Chorda durchsetzten Teil des Embryos, zweitens die dorsalen Teile der Wachstumszone für Rumpf und Schwanz.

Da nun diese Teile durch die Operation nicht in Mitleidenschaft gezogen worden sind, so ist erstens der ganze Kopf des Embryos mit allen seinen Teilen gebildet worden und ist zweitens der dorsale Teil der linken Wachstumszone für Rumpf und Schwanz zusammen mit der rechten nach hinten hin ausgewachsen. Hieraus erklären sich die Bilder, welche auf Tafel II in den Figuren 3 und 4 abgebildet sind.

Somit beweist das Resultat dieser Operation die von Kopsch und Assheton vertretene Ansicht.

Es soll jedoch nicht vergessen werden, noch eine Möglichkeit zu betrachten, welche etwa zur Erklärung des bei unserem Embryo vorhandenen Zustandes herangezogen werden könnte, nämlich die Meinung, dass der Teil der linken Körperhälfte des Embryos, welcher die rechte Körperhälfte begleitet, durch Regeneration und Umdifferenzierung entstanden wäre. Jede Regeneration und jede Umdifferenzierung braucht bis zu ihrem Eintreten eine gewisse Zeit (vergl. u. a. die Hemididymi, welche Kopsch [14] beschrieben hat). Inzwischen aber entwickeln sich die anderen Teile des Embryos der Zeit und Temperatur entsprechend weiter; aus diesen Faktoren folgt, dass in dem Entwicklungszustand zwischen regenerierten Teilen und denjenigen, welche sich normal weiter entwickelt haben, ein Unterschied vorhanden sein muss.

Das ist jedoch bei unserem Embryo nicht der Fall, vielmehr ist der Entwicklungszustand aller Teile, welche der Embryo zeigt, genau dem Stadium entsprechend.

Ausser für die Theorie über Entstehen und Wachstum des Amphibienembryos ist dieser Embryo auch noch zu verwerten mit Rücksicht auf die Entstehung des mittleren Keimblattes.

Es handelt sich hier bekanntlich um die Frage, ob das Mesoderm des Amphibienembryos durch Differenzierung von Dotterzellen in situ entsteht, oder ob es sich am Urmundrande durch Bildung von Coelom-



divertikel entwickelt. Letztere Anschauung hat Hertwig, nachdem er schon vorher für die Entstehung des Mesoderms bei Fröschen durch Ausstülpung des inneren Keimblattes eingetreten war, ausgesprochen, indem er Konkrescenztheorie und Coelomtheorie zu einem eigenartigen Gemisch zusammenschweisst.

Da nun dieser Autor trotz zahlreicher wohlbegründeter Einsprüche (vergl. W. Adler [1]) immer seine alte Ansicht aufrecht erhält, verdient jeder Nachweis von der Unrichtigkeit seiner Anschauung ausführliche Betrachtung, und deshalb soll auch dieser Embryo dafür benutzt werden.

Wir sehen hier (Tafel II Figuren 3, 3a, 4a), dass trotz der Operation sich überall dort Mesoderm gebildet hat, wo es bei ungestörter Entwicklung liegen müsste. Würde die Mesodermentwicklung in der Weise vor sich gehen, wie es Oscar Hertwig in seiner Abhandlung „Urmund und Spina bifida“ geschildert hat, so wäre es nicht zu verstehen, auf welche Weise sich an der Operationsstelle, die durch ihr Vorhandensein infolge des toten Materials jeden Einstülpungsvorgang behindert hat, sich das Seitenplattenmesoderm hätte bilden können (siehe besonders Tafel II Figur 4a X).

Andererseits aber ist dieser Zustand wiederum mit Leichtigkeit zu erklären nach der von Götte [6], O. Schultze, und neuerdings durch W. Adler vertretenen Anschauung; denn, wenn das Mesoderm durch Differenzierung der Dotterzellen entsteht, so können durch irgend welche Operationen wohl grössere oder kleinere Teile desselben zerstört werden, wie bei unserem Embryo, doch ist es unmöglich, dass die ganze Bildung des Mesoderms an der durch die Operation getroffenen Stelle unterbliebe, wie es der Fall sein müsste, sobald es in der von Oscar Hertwig angegebenen Weise entstände.

Somit bestätigt der Ausfall dieser Operation die Anschauung, dass das Mesoderm des Froschembryos durch Differenzierung von Dotterzellen entsteht.

Auch bei dem Embryo II ist es unmöglich, die Organisation, welche das hintere Körperende von der Verschmelzungsstelle an zeigt, mit der Konkrescenztheorie in Einklang zu bringen und die hier nachgewiesenen Zustände aus der genannten Theorie abzuleiten, während sie anderer-



seits aus den von Kopsch und Assheton vertretenen Ansichten leicht erklärt werden können. Es gelten für diesen Embryo dieselben Gesichtspunkte, welche von Kopsch bei der Besprechung der *Duplicitates antt. der Forelle* [14] aufgestellt worden sind. Sie können aber bei diesem Fall mit um so grösserer Leichtigkeit als richtig erwiesen werden, als die Entwicklung dieser Doppelbildung von Anfang bis zum Schlussstadium direkt mit Rücksicht auf diese Punkte verfolgt und von dem Gastrulastadium sogar eine Photographie des lebenden Eies beigebracht werden kann (Tafel II Figur 5).

Wiederholen wir noch einmal kurz den Ablauf der Gastrulation bei dieser Doppelbildung: Auf der Unterfläche der Blastula befinden sich zwei helle, durch einen schmalen Streifen dunkler Zellen getrennte helle Felder von Dotterzellen. An der Grenze jedes dieser Felder entsteht eine Einstülpung. Im weiteren Verlauf der Gastrulation vereinigen sich miteinander noch vor der Entstehung der ventralen Blastoporuslippe der linke Schenkel der rechten Einstülpung und der rechte Schenkel der linken, so dass wir nunmehr eine anscheinend einheitliche u-förmige Blastoporuslippe haben, die indessen, wie wir wissen, aus der Verschmelzung zweier dorsalen Blastoporuslippen entstanden ist.

Zwei voneinander getrennte ventrale Blastoporuslippen kommen überhaupt nicht zur Beobachtung, da eine von Anfang an einheitliche ventrale Blastoporuslippe auftritt.

Der Embryo, welcher aus diesem Ei entsteht (siehe Fig. 11), zeigt dieselbe Organisation, welche Kopsch bei der von ihm beschriebenen *Duplicitas anterior* der Forelle angegeben hat, insofern als der hintere anscheinend einheitliche Körperabschnitt der Doppelbildung noch auf eine weite Strecke die Zusammensetzung aus zwei Körpern erkennen lässt; denn die linke Körperhälfte des rechten Embryos und die rechte Körperhälfte des linken hören nicht an der Vereinigungsstelle der beiden Embryonen auf, sondern laufen noch eine grosse Strecke nebeneinander her und vereinigen sich erst weit hinter dem After des Embryos zu einem annähernd einheitlichen Stück, welches jedoch in dem Vorhandensein zweier dorsalen Flossensäume die Entstehung aus zwei ursprünglich selbständigen Anlagen beweist.

Die Erklärung des Baues eines solchen Embryos ist, wie die folgenden Zeilen zeigen sollen, bei Zugrundelegung der Konkrescenztheorie unmöglich. Wenn man nämlich annimmt, dass bis zum freien Ende der u-förmigen Blastoporuslippe der vordere Teil des Embryos bis zum 7.—10. Ursegment enthalten ist, so müssen bei dieser Doppelbildung die Verschmelzung der Ursegmente der beiden Embryonen in der Höhe des 7.—10. Ursegmentes stattfinden, und von dort an dürfte weiter kaudalwärts von der linken Hälfte des rechten Embryos und der rechten Hälfte des linken Embryos nichts weiter vorhanden sein, und der auf das 10. Ursegment folgende Körperabschnitt könnte nur aus der rechten Hälfte des rechten Embryos und der linken des linken Embryos zusammengesetzt sein; dies ist jedoch nicht der Fall.

Jedoch kann der Zustand im hinteren Körperabschnitt der Doppelbildung leicht gedeutet werden, wenn man mit Kopsch und Assheton der Meinung ist, dass vor der dorsalen Blastoporuslippe noch die dorsale Hälfte der Wachstumszone für Rumpf und Schwanz liegt. Bei dieser Annahme wachsen die beiden vereinigten Wachstumszonen

nebeneinander her, und so entsteht dann noch eine weite Strecke hin der oben geschilderte Zustand der Doppelbildung.

Somit beweist auch dieser Embryo, dass das Anlagematerial der dorsalen Organe des Froschembryos vor der dorsalen Blastoporuslippe liegt

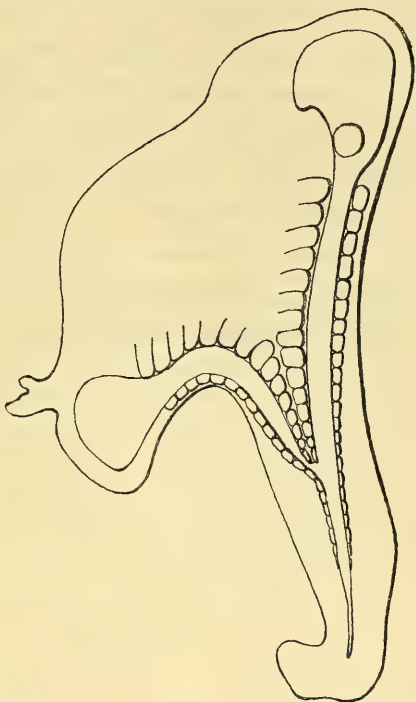


Fig. 11.

Diese Figur ist eine schematische Darstellung des Embryos II als durchsichtiges Objekt gedacht; es ist die gegenseitige Lage der beiden Medullarrohre und der Ursegmente in die Konturzeichnung der Dorsalansicht des Embryos eingetragen unter Benutzung der Masse aus der Schnittserie.

(Die Figur ist keine genaue zeichnerische Rekonstruktion.)

*Zusammenfassung.*

Aus den mitgeteilten beiden Embryonen ergeben sich unter Berücksichtigung des normalen Gastrulationsvorganges, wie er von Kopsch dargestellt worden ist, für die Lage der embryobildenden Teile zum Urmund dieselben Schlüsse, welche Fr. Kopsch [13] vertreten hat:

Vor der dorsalen Blastoporuslippe liegt zur Zeit des Beginnes der Gastrulation das Material für das vordere Ende des Kopfes; nach hinten davon, an derjenigen Stelle, welche später auf dem Stadium des u-förmigen Blastoporus vor den Schenkeln der Urmundplatte gelegen ist, liegen die dorsalen Abschnitte der Wachstumszone für Rumpf und Schwanz; das Material in der Umgebung der ventralen Blastoporuslippe ist bestimmt für die ventralen Organe des Embryos.

---

## Figurenerklärung.

---

Die Schnittserie beginnt bei beiden Embryonen am Kopf; infolgedessen ist in den Schnittbildern die kraniale Fläche dargestellt.

### Tafel II.

Fig. 1. Dorsalansicht des Embryos I. Massstab 40:1.

Fig. 2, 3, 4, 2a, 3a, 4a. Querschnittsbilder aus verschiedenen Höhen des Embryos I, und zwar von denjenigen Stellen, welche in Fig. 1 durch Striche angedeutet sind.

Fig. 2a, 3a, 4a sind schematische Abbildungen der ganzen Durchschnitte, bei welchen die ektodermalen Organe schwarz, die entodermalen hell, die mesodermalen in einem dunkelgrauen Ton gehalten sind. Massstab 40:1.

Fig. 2, 3, 4: die dorsalen Abschnitte der Fig. 2a, 3a, 4a bei 120facher Vergrößerung.

*Ch.* = Chorda; *l. M-p.* = linke Medullarplatte; *l. U-s.* = linkes Ursegment; *r. M-p.* = rechte Medullarplatte; *r. U-s.* = rechtes Ursegment.

Fig. 5. Photographische Aufnahme der lebenden Gastrula von der in Fig. 6 und 6a abgebildeten Doppelbildung. Vergrößerung nicht genau bekannt, wahrscheinlich 15 mal.

Fig. 6a. Ventralansicht der Doppelbildung. Massstab 20:1.

### Tafel III.

Fig. 6. Dorsalansicht der Doppelbildung (Embryo II). Massstab 20:1.

Fig. 7, 8, 9, 10. Querschnitte der Doppelbildung durch diejenigen Stellen, welche in Fig. 6 durch Striche angedeutet sind. Massstab 120:1.

*l. U-S. r. E.* = linkes Ursegment des rechten Embryos; *l. U-S. l. E.* = linkes Ursegment des linken Embryos; *M. l. E.* = Medullarrohr des linken Embryos; *M. r. E.* = Medullarrohr des rechten Embryos; *r. U-S. l. E.* = rechtes Ursegment des linken Embryos; *S. l. E.* = Schwanzflosse des linken Embryos; *S. r. E.* = Schwanzflosse des rechten Embryos.

---



## Literaturverzeichnis.

---

1. Adler, Wilhelm, Die Entwicklung der äusseren Körperform und des Mesoderms bei *Bufo vulgaris*. Internat. Monatsschrift f. Anat. u. Physiol. Bd. XVIII. 1901. S. 19—42. Tafel III, IV; zugleich erschienen als Inaugural-Dissertation. Rostock 1901.
2. Assheton, R., On the Growth in Length of the Frog Embryo. Quarterly Journal of micr. Science. Vol. 37. 1894. S. 223—243. Tafel 23—24.
3. Bertacchini, P., Morfogenesi e teratogenesi negli Anfibi anuri (I<sup>a</sup> Serie. Blastoporo e doccia midolare) Internat. Monatsschrift f. Anat. u. Physiol. Bd. XVI. 1899. S. 140—154. Tafel IX u. X. (II<sup>a</sup> Serie. Blastoporo e organi assili dorsali dell'embrione. Internat. Monatsschrift f. Anat. u. Physiol. Bd. XVI. 1899. S. 269—300. Tafel XVIII u. XIX.
4. Brauer, August, Beiträge zur Kenntnis der Entwicklungsgeschichte und der Anatomie der Gymnophionen. Zoolog. Jahrbücher. Bd. X. 1897. S. 389—472. Tafel 34—37. 26 Textfiguren.
5. Eycleshymer, A. C., The Early Development of *Amblystoma*, with Observations on Some other Vertebrates. Journal of Morph. Vol. X. S. 343—418. 4 Figuren u. 5 Pl.
6. Götte, Alexander, Die Entwicklungsgeschichte der Unke (*Bombinator igneus*). Leipzig 1875.
7. Hertwig, Oscar, Urmund und Spina bifida. Arch. mikr. Anat. Bd. 39. S. 353—503. Tafel XVI—XX.
8. Keibel, F., Die Gastrulation und die Keimblattbildung der Wirbeltiere. Ergebn. Anat. und Entw.-Gesch. Bd. X. 1900. S. 1002—1119.
9. Kerr, Graham, J., The Development of *Lepidosiren paradoxa*. Part. II with a Note upon the Corresponding Stages in the Development of *Protopterus annectens*. Quarterly Journ. micr. Science. Vol. 45. S. 1—46. Tafel I—IV. 5 Textfiguren.
10. Kopsch, Friedrich, Ueber die Zellenbewegungen während des Gastrulationsprozesses an den Eiern vom Axolotl und vom braunen Grasfrosch. Sitzungsber. Ges. naturf. Freunde. Berlin 1895. S. 21—30.
11. —, Beiträge zur Gastrulation beim Axolotl und Froschei. Verhdl. anat. Gesellschaft. Basel 1895. S. 181—189. 4 Fig.
12. —, Experimentelle Untersuchungen am Primitivstreifen des Hühnchens und an *Scyllium*embryonen. Verhdl. anat. Gesellsch. Kiel 1898. S. 46—67. 10 Figuren.
13. —, Gemeinsame Entwicklungsformen bei Wirbeltieren und Wirbellosen. Verhdl. anat. Gesellsch. Kiel 1898. S. 67—79. 13 Figuren.

14. Kopsch, Fr., Die Organisation der Hemididymi und Anadidymi der Knochenfische und ihre Bedeutung für die Theorien über Bildung und Wachstum des Knochenfischembryos. Zugleich ein Beitrag zur Differenzierungsfähigkeit embryonaler Zellen. Internat. Monatsschrift f. Anat. u. Physiol. Bd. XVI. S. 221—267. Tafel XV—XVII. 4 Textfiguren.
15. —, Ueber das Verhältnis der embryonalen Achsen zu den drei ersten Furchungsebenen beim Frosch. Ein Beitrag zur Entwicklungsphysiologie. Internat. Monatsschrift f. Anat. u. Physiol. Bd. XVII. 1900. S. 1—27. Tafel I. 5 Textfiguren.
16. Lwoff, Die Bildung der primären Keimblätter und die Entstehung der Chorda und des Mesoderms bei den Wirbeltieren. Bull. Soc. impér. d. Natur. d. Moscou. S. 57—137, 160—256. Tafel VI.
17. Morgan, T. H., and Tsuda Umé, The Orientation of the Frogs Egg. Quarterly Journal of micr. Science. 1894. Vol. 35. New Series S. 373—406. Tafel XXIV, XXV.
18. Morgan, T. H., The Formation of the Embryo of the Frog. Anat. Anzeiger. 1894. S. 697—705. 2 Figuren.
19. Pflüger, E., Ueber den Einfluss der Schwerkraft auf die Teilung der Zellen. 2 Abh. Arch. f. ges. Physiologie. Bd. 32.
20. Roux, Wilhelm, Ueber die Lagerung des Medullarrohrs im gefurchten Froschei. Anat. Anzeiger. III. Jahrg. 1888. S. 679—705. 4 Figuren.
21. Schultze, Oscar, Ueber Achsenbestimmung des Froschembryos. Biolog. Centralblatt. Bd. VII. 1887. S. 577—588.
22. —, Zur ersten Entwicklung des braunen Grasfrosches. Festschrift Albrecht von Kölliker zur Feier seines 70jährigen Geburtstages gewidmet von seinen Schülern. Leipzig 1887. S. 265—280.
23. —, Ueber die Entwicklung der Medullarplatte des Froscheies. Verhdl. der phys. med. Ges. Würzburg 1889. N. F. XXIII.
24. —, Die künstliche Erzeugung von Doppelbildungen bei Froschlarven mit Hilfe abnormer Gravitationswirkung. Arch. Entw. Mech. 1895. Bd. I. S. 269—305. Tafel XI, XII (Archiv 1894).
25. —, Zur Frage von der Entwicklung der Doppelbildungen. Centralblatt f. Allg. Pathologie und pathol. Anatomie. Bd. X. 1899. S. 393—398.
26. —, Ueber die Notwendigkeit der freien Entwicklung des Embryos. Arch. micr. Anat. Bd. 55. 1890. S. 202—230. Tafel XIII. 6 Textfiguren.
27. Wilson, H. V., Formation of the Blastopore in the Frog Egg. Anat. Anzeiger. Bd. XVIII. 1900. S. 209—239. 16 Figuren.
28. —, Postscript to the paper: Formation of the Blastopore in the Frog Egg. Bd. XVIII. Nr. 15/16 p. 384.
29. —, Closure of Blastopore in the normally placed Frog Egg. Anat. Anzeiger. Bd. XX. Nr. 5/6.

(Ist. di Anatomia umana; Direttore G. Sperino.)

---

## **Un caso di doppio-pollice bilaterale nell'uomo e alcune considerazioni sul valore morfologico dell'iperdattilia nell'uomo.**

Per

**P. Bertacchini,**

1° settore.

---

Non varebbe certamente la pena di presentare ancora un caso di iperdattilia, tanti sono ormai quelli conosciuti. Alcune considerazioni mi consigliano però a fare un'eccezione in favore di quello del quale mi sono occupato e queste considerazioni sono le seguenti:

La perfetta simmetria dell'anomalia; la non ereditarietà della medesima; l'avere potuto studiare mediante i raggi x lo scheletro della regione anormale.

Il soggetto è un certo T. A. di anni 30, di professione contadino. Uomo di giusta complessione e di regolare sviluppo scheletrico, presenta in entrambe le mani una duplicità del pollice. Non ha nessun precedente teratologico nella sua famiglia, e la sua discendenza, composta di due bimbi maschi, è anch'essa perfettamente normale. Di sei fratelli che aveva ne sopravvivono quattro, tutti maschi, ben conformati, ammogliati e provvisti di prole normale. Il T. A. non rammenta neppure che fra i suoi antenati, a memoria d'uomini, si sia mai presentato un caso simile al suo.

La duplicità interessa completamente, in ambo le mani, solo le colonne falangee; il corrispondente metacarpale è, da quanto si rivela al tatto e da quanto dimostrano le radiografie, solo leggermente biforcuto nell'estremo distale; vi è però qualche leggera differenza da una mano

all'altra, cosichè credo opportuno di descrivere successivamente la conformazione dei due lati.

### *Mano destra.*

Da questo lato l'anomalia è di grado alquanto minore. Si osserva che a livello dell'articolazione metacarpo-falangea, il pollice si sdoppia in due dita, delle quali quello situato radialmente è alquanto più sottile di quello posto ulnarmente. Si potrebbe essere tentati, da considerazioni puramente anatomo-descrittive, di ritenere la branca ulnare del pollice come il dito principale dando alla branca radiale il significato di dito sopranummerario; ma io, per le ragioni che dirò più avanti, considero i due pollici come perfettamente equivalenti. Tuttavia per semplice comodo di descrizione chiamerò dito principale quello che resta dal lato ulnare, e dito accessorio quello rivolto al radio. Le misure delle due dita sono le seguenti:

Dito principale 1<sup>a</sup> fal. cm. 4; 2<sup>a</sup> fal. cm. 3

„ accessorio „ „ 3, 5; 2<sup>a</sup> „ „ 2, 7.

Il dito accessorio appare però più breve perchè le sue due falangi sono flesse ad angolo retto. Questa flessione non dipende da sinostosi, perchè i movimenti passivi sono facili ed anche gli attivi si compiono in una certa misura.

Il dito principale è un pò più debolmente sviluppato che nel caso normale, del resto nulla presenta di notevole tranne che devia leggermente dalla direzione del suo metacarpo, facendo con questo un angolo ottusissimo aperto verso il lato cubitale.

### *Mano sinistra.*

In questa i due pollici differiscono pochissimo l'uno dall'altro, tanto che è difficile discernere il dito principale dall'accessorio; si ha qui la precisa disposizione di una vera dactiloschisi regolare. Entrambe le dita sono leggermente deviate riguardo alla direzione del metacarpo che le sostiene, divergendo esse leggermente l'una dall'altra ad angolo acuto, il che, evidentemente, non può far a meno di succedere. Mentre però il dito rivolto al lato cubitale, o all'asse dell'arto, si accosta di più alla direzione del metacarpo corrispondente, quello situato al lato radiale devia più fortemente formando, con quest'ultimo,



un angolo ottuso. Il pollice rivolto all'asse dell'arto è inoltre leggermente più grosso dell'altro; per questo e anche pel fatto che coincide di più coll'asse metacarpico, presenta esso l'apparenza di essere il vero dito normale.

Nel dito soprannumerario, in quello cioè situato radialmente, la 2<sup>a</sup> falange è stabilmente flessa sulla 1<sup>a</sup>; assai meno però che a destra e anche qui la flessione è dovuta semplicemente ai tessuti molli, perchè tanto i movimenti passivi che gli attivi sono liberi e relativamente facili. Le misure sono le seguenti:

Dito pr. 1<sup>a</sup> fal. cm. 2,5; 2<sup>a</sup> fal. cm. 2,7

„ acc. „ „ 3,2; „ „ 3,—

Il dito soprannumerario è perciò più lungo del principale. Nel servirsi delle mani il soggetto flette contemporaneamente i due pollici del lato sinistro, le cui due estremità sono a pari livello, esercita però una forza maggiore col dito cubitale che col radiale. A destra invece si serve solamente del dito cubitale, che è notevolmente più sviluppato dell'altro. A sinistra può anche compiere movimenti indipendenti di flessione e di estensione col dito principale, mentre i movimenti del dito soprannumerario sono sempre seguiti da quelli dell'altro dito.

Oltre a ciò può, sempre da questo lato, divaricare leggermente i due pollici effettuando, nello stesso tempo, anche un piccolo sforzo di estensione; si vedono allora sollevarsi i tendini dei due estensori del pollice, la cui tensione si sente anche distintamente colla palpazione al disotto della cute e si riscontra che il tendine del breve estensore va al lato radiale del dito accessorio, quello del lungo estensore al lato ulnare del dito principale; a questo modo di inserzione dei due muscoli è dovuta la facoltà che ha il soggetto di poter divaricare le due dita.

Assai più energici però sono i movimenti di avvicinamento reciproco che il soggetto può imprimere alle sue due dita. Essendomi fatto afferrare il mio pollice fra il suo pollice doppio, dovetti tosto pregarlo di smettere tanto fu il dolore che mi produsse.

In quest'azione di stringimento il soggetto compie anche una certa flessione simultanea delle due dita; l'energia della flessione è però assolutamente sproporzionale a quella dello stringimento, tanto che è

d' uopo pensare che esista una qualche speciale disposizione muscolare. Si può bensì ragionevolmente pensare che dei due capi del muscolo breve flessore l'esterno si inserisca al dito radiale e l'interno all'ulnare il che spiegherebbe un certo grado di possibilità di compiere movimenti di ravvicinamento reciproco associati a movimenti di flessione; ma questa disposizione non basta a spiegare la grande energia del ravvicinamento ed è giocoforza pensare che anche il tendine del lungo flessore sia bipartito e che qualche adattamento speciale dei muscoli si sia stabilito. Si osserva anzi che dentro a un certo limite i due movimenti di stringimento e di flessione sono fra loro indipendenti, non solo perchè il soggetto può comprimere fino a un certo punto un corpo solido fra i due pollici senza fletterli, ma specialmente perchè i movimenti di flessione simultanea delle due dita non si associano affatto al loro ravvicinamento; la possibilità di queste azioni muscolari esiste anche a destra ma in un modo molto meno distinto e accentuato.

Veniamo ora all'esame delle radiografie che debbo alla cortesia, già altre volte sperimentata, del mio egregio Collega, Dr. R. Malagoli, Professore di Fisica al R. Istituto Tecnico di Modena.

Da questo esame si scorge che entrambi i pollici di ciascuna mano hanno due distinte falangi articolate fra di loro. Ciò però che soprattutto attira l'attenzione è lo sviluppo del 1° metacarpale. Questo è normalmente costituito riguardo alla lunghezza, ma riguardo al calibro è grosso press'a poco  $\frac{1}{5}$  più di un 1° metacarpeo normale. Oltre a ciò presenta nella sua estremità distale (specialmente nel lato sinistro) distinte tracce di biforcazione; il che ci dimostra che esistono due distinte e separate articolazioni e tende, nello stesso tempo, a persuaderci che fra la dactiloschisi, alla quale questo caso evidentemente appartiene, e la iperdattilia propriamente detta, quale si sarebbe avuta se il metacarpale 1° fosse stato del tutto diviso, non vi è che differenza di grado.

### Considerazioni.

Noi abbiamo dunque a che fare con un caso di schizodattilia. La divisione della regione falangea del pollice è regolarissima e completa. E non solo è diviso il dito propriamente detto, ma anche l'estremo

distale del suo basidigitale, il metacarpale primo, è leggermente fesso, presentando, a quanto almeno appare dalle radiografie, due distinte teste articolari.

Quale sarà stata la causa dell'anomalia? Esclusa l'azione dell'ereditarietà immediata, non resta a pensare che all'atavismo o ad un'azione meccanica che abbia agito, nelle prime epoche dello sviluppo fetale, sull'abbozzo dell'arto toracico.

Sembrerebbe a prima vista che l'ipotesi dell'atavismo fosse subito da scartare, perchè da nessuno, eccetto che dall'Albrecht<sup>1)</sup>, è ammesso che la schizodattilia possa avere significato reversivo; è solamente per l'iperdattilia che quest'ipotesi è invocata.

Ma a me, che finora non ammetto il valore atavistico dell'iperdattilia dell'uomo, sembra che il mio caso non sia morfologicamente molto diverso dal caso di un vero doppio-pollice.

Ammettiamo, infatti, che la causa che ha agito nel mio soggetto provocando la biforcazione della regione falangea del pollice, avesse interessato in tutta la sua estensione anche il metacarpale 1° del quale ha interessato solo l'estremo distale; noi avremmo allora avuta la esistenza di un dito sopranumerario completo al lato radiale di entrambe le mani. In tal caso la questione dell'iperdattilia avrebbe potuto essere tirata in campo, ma secondo me con altrettanta poca ragione che nel caso di una semplice schizodattilia.

È noto che parecchi anatomici ritengono che l'iperdattilia dell'uomo possa in qualche caso avere significato reversivo e questa loro opinione è specialmente basata sull'*ipotesi* che i progenitori degli attuali vertebrati stapediferi, quei vertebrati cioè che devono aver occupato nel phylum il posto fra i Dipneusti e gli attuali Anfibi, possedessero non 5 ma 7 dita ben sviluppate, tanto nella mano che nel piede.

È specialmente al Bardeleben<sup>2)</sup> che noi dobbiamo l'instaurazione di questa teoria scientifica. Questo insigne anatomico fu condotto a es-

<sup>1)</sup> Ueber d. morphol. Wert überzähliger Finger und Zehen (Centralbl. für Chirurgie 1886).

<sup>2)</sup> Zur Morphologie d. Hand- u. Fuss skeletts (Sitz.-Ber. d. Jenaischen Ges. f. Med. u. Nat. 1885, 15. Mai); On the Praepollex and Praehallux with observations on the larva of Theriodon ph. (Proc. of the zool. Soc. of London, 1889); Praepollex u. Praehallux (Verh. d. Anat. Ges. in Berlin, 1889); Ueb. die Hand- u.

cogitarla specialmente dallo studio di quegli elementi scheletrici rudimentali che in molti vertebrati stapediferi (Anfibi, Rettili, Mammiferi) si trovano ai margini della radice della mano e del piede, i quali elementi non prendono parte alla costituzione delle dita funzionanti e finora erano considerati come ossa sesamoidee. Tali elementi sarebbero, ad es., il pisiforme nell'uomo e gli ossicini preradiali e postulnari e rispettivamente pretibiali e postfibulari che più o meno sviluppati si trovano nella mano e nel piede dei vertebrati superiori ai Dipnoi. Secondo il Bardeleben tali ossicini marginali non sarebbero formazioni sesamoidee, bensì i resti atrofizzati di due dita che già esistettero nei progenitori degli attuali stapediferi, l'uno al lato preassile l'altro al lato postassile delle attuali cinque dita.

Al dito radiale scomparso il Bardeleben ha dato il nome di prepollice e gli ossicini che lo rappresentano Egli chiama rudimenti del prepollice; al dito ulnare, che veniva dato il V<sup>o</sup> dito, ha dato il nome di postminimo; nel piede gli elementi analoghi si chiamano prealluce e postminimo.

Nell'uomo il prepollice sarebbe rappresentato da: la tuberosità dello scafoide, da quella del trapezio e dalla striscia radiale del metacarpale 1<sup>o</sup> (entometacarpale). Nel piede il prealluce avrebbe per residuo la tuberosità dello scafoide, l'entocuneiforme e l'entometacarpale 1<sup>o</sup>. — Il postminimo sarebbe rappresentato nella mano del *pisiforme*; nel piede dalla tuberosità esterna del calcagno.

Hanno seguito l'opinione del Bardeleben od hanno avuto ed hanno un'opinione molto analoga, Darwin, Wondersheim, Born, Baur, Kollmann, Albrecht il quale ultimo ammette l'influenza dell'atavismo anche nella schizodattilia per un ritorno al tipo ictioide, ma nega che gli ossicini marginali siano residui di vere dita già esistite, credendo invece che essi siano stati trasmessi già allo stato rudimentale dai pesci ai primi stapediferi, in modo tale che nella iperdattilia le dita sopranumerarie avrebbero sempre carattere rudimentale.

---

Fussmuskeln, besonders die des Praepollex u Postminimus (Anat. Anzeiger, 1890); Ueb. neue Bestandteile d. Hand- u. Fusswurzel d. Säugetiere, sowie die normale Anlage von Rudimenten überzähliger Finger u. Zehen beim Menschen (Sitz.-Ber. d. Jenaischen Ges. f. Med. u. Nat., 1885, 30 Oktober).



Ora, secondo il Bardeleben, tutti i casi di iperdattilia delle dita intermedie e, a maggior ragione, tutti quelli di schizodattilia, sarebbero semplici deformità patologiche o teratologiche. Invece alcuni casi di doppio pollice e di doppio minimo potrebbero avere, nell'uomo, significato atavico, il dito soprannumerario rappresentando quello andato perduto nell'evoluzione.

Perchè il dito soprannumerario abbia però tale valore morfologico è necessario, secondo il Bardeleben, che esso sia formato precisamente a spese di quegli elementi scheletrici che Egli ha indicati come rudimenti del prepollice e del postminimo.

In un argomento di così grande importanza io esito a prendere la parola, specialmente di fronte agli insigni anatomici che ne hanno discusso.

Tuttavia, essendo che l'avere un'opinione scientifica propria non dimostra, secondo me, orgoglio, ma semplicemente il desiderio di trarre una conclusione dalle riflessioni fatte su un dato argomento, e, d'altra parte, essendomi io pure occupato sperimentalmente della questione, credo mi sia lecito esprimere in qual modo io interpreti le anomalie e le strutture anatomiche delle quali si tratta.

Mi sembra fuori di discussione che se si incontrasse un caso di prepollice in cui si potesse dimostrare che il dito soprannumerario si sviluppa effettivamente a spese della tuberosità dello scafoide, di quella del trapezio e dell'entometacarpale 1°, ovvero un caso di postminimo alla cui formazione partecipasse esclusivamente il pisiforme, la teoria del Bardeleben riguardante i rudimenti scheletrici della mano, nonché l'esistenza atavica di un prepollice e di un postminimo si potrebbero considerare dimostrate. — Perchè, infatti, da un punto di vista esclusivamente teorico, la possibilità di una iperdattilia atavica non si può negare.

Per accoglierla, però nel novero delle cognizioni pratiche occorrerebbero due cose: 1°, la constatazione che i primi stapèdiferi (Protoanfibi) realmente abbiamo posseduto più di cinque (7) dita funzionanti; 2° l'esistenza indiscutibile di un caso di iperdattilia nel quale le dita soprannumerarie positivamente si sviluppino a spese dei rudimenti scheletrici attualmente esistenti e posseggano una muscolatura che non si possa interpretare come una divisione della muscolatura che normalmente va al dito contiguo normale.

Ma l'esistenza di Protoanfibi eptadattili non ci è ancora stata rivelata dalla Paleontologia e casi di iperdattilia del genere di quello invocato sopra per ipotesi sono nei vertebrati pentadattili, anche a detta del Bardeleben, estremamente rari. Io debbo anzi dire che non ne conosco alcuno. In tutti i casi di prepollice e di postminimo che ho potuto studiare, sia in soggetti a me capitati che in descrizioni datene da altri autori, il dito sopranumerario si poteva sempre interpretare come un raddoppiamento per scissione totale o parziale, del dito contiguo.

Io riterrei perciò, con Gegenbaur<sup>1)</sup>, che nessun caso d'iperdattilia avesse, nell'uomo, significato atavico.

Ciò malgrado però resta, a mio credere, contrariamente a quanto afferma il Gegenbaur, indiscutibile il valore morfologico degli elementi scheletrici indicati dal Bardeleben, senonchè mi sembra che invece di ritenerli rudimenti di dita scomparse nel phylum dei stapediferi, si debba, con Kollmann, interpretarli come residui trasmessi, già allo stato rudimentale, dai vertebrati Ictiopterigiani, o, meglio, dai Crossopterigiani ai stapediferi (Chiropterigiani). Essi sarebbero perciò rudimenti di raggi digitali esistiti, in istato funzionale, solamente nei pesci.

Non vi potrebbe perciò essere iperdattilia atavica in nessuno degli attuali vertebrati a 5 dita, o, caso mai, la reversione dovrebbe ricondurre al tipo ictioide.

Diverso è il caso dei vertebrati a dita ridotte.

In questi vertebrati oligodattili, siano essi anfibi, rettili, uccelli o mammiferi, teoricamente si può ammettere una iperdattilia reversiva perchè nel phylum di molti di essi è avvenuta una reale riduzione digitale, dimostrata dalla paleontologia. Anzi, dal campo della teoria, passando a quello della pratica, il caso del cavallo di Gaudry<sup>2)</sup> accenna esattamente ad un ritorno al tipo di scheletro podale che era proprio del cavallo miocenico (Hipparion).

Resta quindi a pensare che nell'uomo l'iperdattilia sia sempre il risultato di cause teratogene, agiscano queste sull'ovo in via di seg-

---

<sup>1)</sup> Ueb. Polydactilie (Morph. Jahrb. Bd. XIV, 1888); Vergleich. Anat. d. Wirbeltiere (I. Bd, 1888, Leipzig); Kritische Bemerkungen üb. Polydactilie als Atavismus (Morph. Jahrb. 1880).

<sup>2)</sup> Les enchainements du monde animal dans les temps géologiques, pag. 138.

mentazione (ereditarietà immediata teratologica) o sull'embrione in via di sviluppo, e precisamente sull'abbozzo degli arti.

È noto che Ahlfeld, Marchand, Zander<sup>1)</sup> e A. credono che l'iperdattilia dell'uomo sia sempre dovuta all'azione di briglie amniotiche che si oppongono all'accrescimento delle gemme digitali. Anzi lo Zander va più oltre e crede che a queste briglie si debbano tutte le anomalie della mano e del piede. Io seguo precisamente quest'ultima opinione e in essa mi conferma un caso che recentemente mi si è presentato e che fra breve descriverò nel quale da un lato esiste un doppio pollice (schizodattilia) e dall'altro il pollice manca assieme col radio (ectrodattilia). Oltre a ciò, anche l'esperimento parla in favore dell'interpretazione da me seguita. Sono note in proposito le esperienze di Tornier<sup>2)</sup> e di Barfurth<sup>3)</sup>, le quali hanno dimostrato che la incisione longitudinale delle gemme digitali e la loro amputazione irregolare dà spesso origine a iperdattilia (schizodattilia, per essere esatti).

Io stesso ho istituito, ultimamente, delle esperienze in proposito, il cui risultato ho già brevemente riferito alla società Medico-chirurgica di Modena e che più estesamente descriverò ulteriormente.<sup>4)</sup>

In queste esperienze io talora recidevo con un taglio netto, talora schiacciavo con uno spigolo acuto l'orlo della paletta appendicolare in larve urodele di rana, mentre nell'orlo di tale paletta appena si notava il principio delle gemme digitali.

In altri casi invece amputavo o schiacciavo nello stesso modo uno o parecchie dita già discretamente sviluppate. — In taluni casi ho ottenuto ectrodattilia, in taluni brachidattilia; in altri infine, sebbene più rari, iperdattilia, come particolareggiatamente esporrò altrove.

Non solo adunque l'opposizione di briglie amniotiche ma anche traumi diversi e distruzioni di tessuto nella regione delle gemme digitali possono ingenerare iperdattilia.

Anzi ciò che mi ha spinto alle ricerche sperimentali dianzi citate

---

<sup>1)</sup> Ist die Polydactilie als theromorphe Varietät oder Missbildung anzusehen? (Arch. f. path. Anatomie, 1891).

<sup>2)</sup> Ueb. Hyperdactilie, Regeneration und Vererbung mit Experimenten (Arch. f. Entwicklungsmechanik, von Roux, 1894).

<sup>3)</sup> Jahresberichte der Anatomie 1898.

<sup>4)</sup> Boll. d. Soc. med. chirurgica di Modena, 1900.



è stato il desiderio di risolvere il dubbio seguente: se, cioè, un'aderenza amniotica stabilitasi nella regione digitale embrionale e poi violentemente staccata trascinando con se un lembo dell'orlo della paletta appendicolare, potesse esser causa di iperdattilia. — Come si vede le mie esperienze, confortate anche da quelle di Barfurth, sembrerebbero rispondere piuttosto affermativamente. Si potrebbe a questa mia opinione obbiettare: per qual ragione in conseguenza di un trauma (opposizione di briglie amiotiche, asportazione di gemme digitali etc.) dall'orlo della paletta appendicolare si originano sempre dita supernumerarie provviste (sebbene non sempre) di falangi e di unghie, e non delle escrescenze informi non ripetenti la organizzazione digitale? La risposta sarebbe facile. Per la legge dell'ereditarietà e per l'azione delle cause biomeccaniche interne ed esterne, i tessuti nell'orlo della paletta chiridiana sono orientati in modo da costituire tanti centri proliferativi (gemme od abbozzi) i quali sviluppandosi non possono formare che dita, dita più o meno complete ma sempre dita. — È noto che dopo lo strappamento della coda delle lucertole, l'organo talora rigermoglia duplicato. Nessuno vorrà, a mio credere, sostenere per questo che in tale rigermogliamento duplice abbia una qualsiasi influenza l'atavismo. Nel posto del trauma si riformano due code perchè in causa dell'ereditarietà le cellule di quella data regione sono orientate in modo e hanno tale potere istogenetico da non poter formare che code.

Concludendo questa già troppo lunga Nota, io inclinerei a ritenere il doppio-pollice da me descritto come non diverso, per valore morfologico, dai casi di vera iperdattilia dell'uomo. Crederei che nell'uomo, e nei Vertebrati pentadattili, nè la schizodattilia nè l'iperdattilia avessero mai valore reversivo. Terrei distinta, come fa Albrecht, l'iperdattilia dei Pentadattili da quella dei Vertebrati oligodattili, che qualche volta può avere significato atavico. Crederei infine che l'iperdattilia dei Vertebrati pentadattili, l'uomo compreso, si dovesse sempre considerare come un grado estremo di schizodattilia, sia dessa prodotta da scissione dell'abbozzo digitale causata da briglie amiotiche, o da un accrescimento biforcuto del dito in seguito a lacerazioni o scissioni della gemma digitale.

Modena, 1 Marzo 1903.

---



## Referate.

Von

Fr. Kopsch.

---

**Hugo Ribbert**, *Lehrbuch der allgemeinen Pathologie und der allgemeinen pathologischen Anatomie*. 640 S. 338 Fig. Leipzig, F. C. W. Vogel. — 14 Mk.

— —, *Lehrbuch der speziellen Pathologie und der speziellen pathologischen Anatomie*. 802 S. 474 Textfiguren. Leipzig, F. C. W. Vogel. — 18 Mk.

Im Lehrbuch der allgemeinen Pathologie wird mehr die Förderung des Verständnisses allgemeiner pathologischer Vorgänge erstrebt als eine möglichst vollständige Wiedergabe aller einzelnen Tatsachen. Es beginnt mit der Schilderung der Schädlichkeiten, welche den Körper treffen können, dann werden ihr Vorkommen, ihr Eindringen in den Organismus und ihre Wirkung geschildert. Es folgen die dadurch bedingten Veränderungen der Gewebe und die sich anschliessenden Wachstumsvorgänge, worauf die gewonnenen Gesichtspunkte auf das embryonale Leben übertragen werden. Das letzte Kapitel handelt von den Geschwülsten.

Für das Lehrbuch der speziellen pathologischen Anatomie werden einzelne Abschnitte des Werkes von Birch-Hirschfeld benutzt, dessen Neubearbeitung der Verleger dem Autor vorgeschlagen hatte. Der grösste Teil des Werkes ist jedoch völlig neu niedergeschrieben. Die meisten Figuren sind vom Autor selbst gezeichnet worden und zwar zum grossen Teil nach eigenen Präparaten. Fast ausnahmslos sind die makroskopischen Verhältnisse wiedergegeben, die histologischen wurden nur durch einige schematische Figuren skizziert.

---

## **Ueber Rassenunterschiede am Schädel.**

### **I. Untersuchungen an Material aus dem anatomischen Museum zu Berlin.**

Von

**Dr. Paul Bartels,**

Volontärassistent an der anatomischen Anstalt der Universität Berlin.

---

Mit Tafel IV und 1 Textfigur.

---

Die folgenden Zeilen sind bestimmt, meinen Namen unter die Zahl derer einzureihen, die Herrn Professor Wilhelm Krause, meinem verehrten Lehrer, zu dem seltenen Feste der 50. Wiederkehr des Tages seiner Promotion, das er in bewundernswerter Frische und Rüstigkeit begehen kann, durch das äussere Zeichen der Widmung einer wissenschaftlichen Arbeit ihre Glückwünsche darbringen. Ich wählte eine Abhandlung aus der somatischen Anthropologie, weil ich neben Herrn Professor von Luschan gerade ihm auf diesem Gebiete, das vom ersten Beginne meiner wissenschaftlichen Studien an stets mein ganz besonderes Interesse in Anspruch genommen hat, Belehrung und Anregung in reichstem Masse verdanke; in seinen Kursen wurden wir auch gelehrt, den Schädel nicht nur zu messen, sondern auch die Eigentümlichkeiten seiner einzelnen Bestandteile genau zu beachten und zu würdigen; und so datiert eigentlich aus dieser Zeit, an die ich mich stets mit grösster Dankbarkeit erinnern werde, mein Plan, in eine Untersuchung, wie die folgende sie darstellt, einzutreten.

#### **Allgemeiner Teil.**

Wer mit Aufmerksamkeit die Geschichte der noch verhältnismässig jungen anthropologischen Wissenschaft verfolgt hat, wer die anthropologischen Archive von ihrer vor 3—4 Dezennien erfolgten Begründung

an bis zum heutigen Tage durchblättert, der findet, dass sich in der physischen Anthropologie, und speziell in der Kraniologie, die Probleme nicht wesentlich geändert haben, wohl aber die Fragestellungen, die Hoffnungen, mit denen man an die Lösung der so gestellten Fragen heranging, die Wege, die man zum Zwecke ihrer Lösung einschlug. Die Kraniologie, die begreiflicherweise stets eine herrschende Rolle gespielt hat, infolge der ungleich bedeutenderen Leichtigkeit, das Untersuchungsmaterial zu beschaffen, hat stets, wenn wir von den Gall'schen Spekulationen absehen, als letztes Ziel die Frage verfolgt: Wie unterscheiden sich die verschiedenen Menschenrassen? Aber wie verschieden die Zuversicht, die Lösung dieser Frage zu finden! Fast naiv mutet uns heute die Auffassung Blumenbachs, des „Vaters der Anthropologie“, und seiner Zeitgenossen an, nach der ein einziger Schädel einer Völkerschaft genügte, um als Typus im Museum aufgestellt zu werden, mit demselben Recht, wie etwa der einzelne Schädel eines Wolfes neben dem eines Hundes, eines Fuchses usw. seinen Platz fand. Nach Jahrzehnten erst, als die Kenntnis fremder Völker zugenommen hatte, suchte man die Übereinstimmungen bezw. die Verschiedenheiten des Schädelbaues schärfer zu fassen: neben die vorwiegend kranioskopische Beobachtungsweise trat mit A. Retzius die kraniometrische; doch blieb erstere gleichfalls immer in Übung: noch bis in relativ späte Zeit glaubte man — ich erinnere nur an das Inkabein, das *Os japonicum* u. a. — durchgreifende anatomische Unterscheidungsmerkmale finden zu können. Je häufiger in dieser Beziehung die Enttäuschungen wurden, desto intensiver wandte sich das allgemeine Interesse einer Unterfrage zu, nämlich der, die Varietäten als solche verstehen, eventuell ihre phylogenetische Bedeutung beurteilen zu lernen. So haben uns besonders die letzten beiden Jahrzehnte eine sehr grosse Anzahl wertvoller Untersuchungen und Ergebnisse über diesen Punkt gebracht. Zugleich trat eine Reaktion gegen die rein messende Untersuchungsmethode ein; einzelne Forscher gingen sogar so weit, diese Methode überhaupt völlig zu verwerfen.

Demgegenüber muss ich an meinem auch an anderem Orte von mir betonten Standpunkt festhalten, dass wir der Messung und der Zählung, mit einem Worte, der Statistik, nicht entbehren können, wenn wir beweiskräftige Ergebnisse unserer Untersuchungen erlangen wollen.

Die Quelle aller unserer Irrtümer und Missverständnisse liegt meines Erachtens in der unrationellen Anwendung der statistischen Methode.

Ausserdem aber dürfte die Frage nicht ganz richtig gestellt sein und deshalb auch der Versuch ihrer Lösung fehlschlagen.

Wenn wir Rassenunterschiede zu erkennen suchten, so gingen wir von vornherein von dem Wunsche aus, sei es auf kranimetrischem, sei es auf kranioskopischem Wege, durchgreifende Unterschiede zu finden, die in jedem einzelnen Falle gewissermassen zur Diagnose verwertbar wären. Solche durchgreifenden Rassenunterschiede, das darf wohl heute, nach so vielen fehlgeschlagenen Versuchen, sie zu finden, ruhig angenommen werden, existieren eben nicht an den menschlichen Schädeln. Ich bin bei der Untersuchung der verschiedenen als Geschlechtscharaktere angegebenen Unterschiede des Schädels zu einem ganz ähnlichen Resultate gelangt. Auch hier bin ich zu der Überzeugung gekommen, dass ein durchgreifender Unterschied zwischen männlichem und weiblichem Schädel nicht existiert und deshalb nie gefunden werden kann. Wie die Verschiedenheiten zwischen männlichem und weiblichem Schädel nicht so gesetzmässige sind, dass sich in jedem einzelnen Falle die Diagnose sicher stellen lässt, so sind auch die Differenzen im Schädelbau von Angehörigen verschiedener Rassen, so beträchtlich *im allgemeinen* die Unterschiede sein mögen, nicht solche, dass sich ein für eine systematische Unterscheidung (im zoologischen Sinne) verwendbares Merkmal darauf begründen liesse; wenigstens ist ein solches bisher nicht bekannt geworden. Und das dürfte unseren Anschauungen von der ursprünglichen Einheit des Menschengeschlechtes, von der Rassenbildung, dem Einfluss der Mischungen usw. wohl auch nur entsprechen.

Führt also dieser Weg nicht zum Ziel, weil, wie ich glauben möchte, das zu entdeckende Land nicht existiert, so erscheint mir doch um so aussichtsreicher und lohnender der andere, welcher uns zur Beantwortung der Frage führt: Welches sind die Unterschiede der verschiedenen Rassen-*Typen*? Aussichtsreicher, weil, wie ich begründen zu können hoffe, wir geeignete Methoden haben, um diese Frage zu untersuchen; und lohnender, weil die Verfolgung dieses Weges uns ungeahnte Ausblicke eröffnen dürfte auf Zusammenhänge mit anderen Fragen, die stets gleichfalls die Anthropologen besonders beschäftigt haben: die Frage der Existenz höherer und niederer Rassen, des Ein-



flusses der Rassenmischung, der Einwirkung lokaler Verhältnisse und ähnlicher Dinge.

Wenn wir uns bemühen, Merkmale zu finden, die zwar nicht für den einzelnen Schädel, wohl aber für gewisse zusammengehörige Gruppen von solchen charakteristisch sind, so können wir in zweierlei Richtung suchen: einmal kann es unsere Aufgabe sein, die durchschnittlichen Massverhältnisse, gewissermassen den allgemeinen Bauplan, bei zwei Gruppen miteinander zu vergleichen; andererseits aber können wir so vorgehen, dass wir notieren, wie oft sich in der einen und in der anderen Gruppe ein bestimmtes Merkmal findet und wie oft nicht, um dann ein häufigeres Vorkommen dieses Merkmales bei der einen oder bei der anderen Gruppe festzustellen. Der letztere Weg muss unter allen Umständen eingeschlagen werden, wenn es sich um die Untersuchung von Eigenschaften handelt, die mittels der Messung nicht charakterisiert werden können, also speziell bei der Untersuchung der Varietäten. Unsere Versuche, auf kranimetrischem Wege Rassenunterschiede zu finden, sind bisher recht wenig befriedigend ausgefallen; daraus erklärt sich die starke Reaktion, die besonders in der letzten Zeit sich bemerkbar gemacht hat. Ich habe in meinen *„Untersuchungen an fünfzehntausend menschlichen Schädeln über die Grundlagen und den Wert der anthropologischen Statistik“* [4] die Ursachen dieser Misserfolge aufzudecken gesucht und glaube sie in der unrationellen Anwendung der statistischen Methode gefunden zu haben. Mag man Mittelzahlen, Kurven oder kompliziertere mathematische Mittel zur Gewinnung der für eine bestimmte Gruppe von Untersuchungsobjekten charakteristischen Merkmale anwenden —, nie wird das Resultat der Untersuchung von bleibendem Werte sein können, wenn von vornherein das zur Untersuchung verwendete Material derartige innere Schäden birgt, dass es vernünftigerweise überhaupt nicht verwendet werden dürfte. Wie die Historiker, die Sprachforscher und andere Vertreter ähnlicher Wissenszweige erhalten auch wir aus der Hand des Zufalles die Dokumente, die uns die Wahrheit enthüllen sollen. Das aber ist der grosse Unterschied zwischen uns und jenen, dass wir nicht fragen: verdient dies Dokument auch Glauben? sondern dass wir uns in der Freude über den neu erworbenen Besitz seinen Inhalt zu eigen machen, um dann mit jedem neuen, ebenso kritiklos verwerteten Funde in Wider-

sprüche, Zweifel und allerlei Bedrängnis verwickelt zu werden. Ich glaube in dem erwähnten Aufsatz, in dem von mir so genannten „*Brauchbarkeitsindex*“ ein Mittel nachgewiesen zu haben, das geeignet ist, uns über die Brauchbarkeit eines Untersuchungsmateriales für die Zwecke wissenschaftlicher Verarbeitung zu belehren. In meiner Abhandlung „*Über Vergleichbarkeit kranimetrischer Reihen*“ habe ich zu bestimmen gesucht, welche Grösse der „*Brauchbarkeitsindex*“ bei den geringsten Ansprüchen, die wir schlechterdings an ein Untersuchungsmaterial stellen dürfen, haben muss, und von welcher Grenze an ein Untersuchungsmaterial für uns nur denselben archivalischen Wert hat, wie für die oben genannten Wissenszweige ein verstümmeltes, kaum zu entzifferndes Dokument, dessen Echtheit sogar vielleicht bezweifelt werden muss. Ich meine, es sollte doch einleuchtend sein, dass wir das aus trübe und spärlich fliessenden Quellen Geschöpfte nicht mit der aus dem Klaren gewonnenen Wahrheit als gleichwertig behandeln dürfen! Deshalb schlug ich in dem letztgenannten Aufsatz vor, unsere Untersuchungen nur an solchen Materialreihen anzustellen, die, nach ihrem Brauchbarkeitsindex zu urteilen, zunächst einmal überhaupt sich als brauchbar erweisen und ausserdem untereinander in dem Grade der Brauchbarkeit gleichwertig sind. Wie ich gezeigt zu haben glaube, kann nur das an solchem in diesem Sinne gleichwertigen Materiale Gewonnene Anspruch auf Glaubwürdigkeit erheben.

Wenn so für die Verwertung der Ergebnisse kranimetrischer Untersuchungen geeignete Hilfsmittel zur Verfügung stehen, erhebt sich die Frage: wie steht es mit der Verarbeitung des statistischen Materiales, das sich auf nicht durch Messung zu beschreibende, nur der rein kranioskopischen Beobachtung zugängliche Merkmale bezieht? Wie sollen wir z. B. in rationeller Weise die einzelnen Notizen verarbeiten, die die Häufigkeit des Vorkommens gewisser Schädelvarietäten bei den verschiedenen Menschenrassen angeben?

Wir verdanken da Schwalbe und Pfitzner [16] eine ganz ausgezeichnete Methode, die leider, so weit ich sehen kann, noch wenig geübt wird und auch noch wenig bekannt geworden zu sein scheint. (Ich habe sie leider auch nicht gekannt, als ich die verschiedenen statistischen Methoden besprach, und bin erst durch eine freundliche Mitteilung von Herrn Professor Schwalbe auf dieselbe aufmerksam ge-

macht worden.) In ihrer dritten Mitteilung über „*Varietätenstatistik und Anthropologie*“ vom Jahre 1894 haben diese Autoren bei Mitteilung der Häufigkeit gewisser Muskelvarietäten auf dem Strassburger Seziersaal auch kritisch den Wert der so gewonnenen Prozentzahlen, diesem beliebten Mittel der Darstellung der Häufigkeit von Varietäten, beleuchtet. Sie weisen nach, dass diese Prozentberechnungen nur dann für uns Wert haben, wenn sie die wirklich in der Natur vorhandene, nicht nur die zufällig gerade vorliegende, Häufigkeit einer Beobachtung angeben. Und sie haben in überzeugender Weise gezeigt, dass als Kriterium für die Beschaffenheit des Materiales, das zur Aufdeckung eines Gesetzes, nicht zur Darstellung eines zufälligen Verhaltens, geeignet sein soll, seine Eigenschaft dienen darf, im ganzen dasselbe Resultat zu geben wie einzelne seiner Teile; z. B. 300 Beobachtungen müssen denselben Prozentsatz der Häufigkeit eines Vorkommnisses erkennen lassen, wie man aus jedem einzelnen grösseren Bruchteil dieses Materiales berechnen konnte. Trifft dies nicht zu, so reichen die Beobachtungen noch nicht aus und es müssen solche so lange noch weiter angestellt werden, bis die genannte Forderung erfüllt ist. (*Prinzip der „Konstanz der wachsenden Reihe“.*) Bestimmte Normen über die zur Erreichung dieses Zieles notwendige Grösse des Materiales lassen sich nicht aufstellen, weil eben die Varietäten sich in Bezug auf ihre Häufigkeit verschieden verhalten (vgl. das von mir gegebene Beispiel in § 2). Ich habe im Jahre 1897 in meiner Untersuchung „*Über Geschlechtsunterschiede am Schädel*“ etwas ähnliches angewendet [3, S. 18], indem ich mein Material von männlichen und weiblichen Schädeln in Dekaden teilte und feststellte, ob auch die einzelnen Dekaden unter sich verglichen ein gleichmässiges Verhalten zeigten.

Auf diese Weise, mittels der Methode von Pfitzner und Schwalbe, können wir also auch den Wert unserer auf kranioskopischem Wege gewonnenen Resultate beurteilen, so dass der zu beschreitende Weg, in jeder Weise gesichert, klar vor uns liegt.

Ich habe nun nicht die Absicht, im folgenden als das zu erreichende Ziel, wie man vielleicht aus der Formulierung des Titels entnehmen könnte, die Untersuchung auch der auf kraniometrischem Wege erkannten Rassenunterschiede am Schädel aufzustellen; ich bin mit meinen Bemühungen, nach den von mir aufgestellten Grundsätzen für diesen



Zweck geeignetes Material zusammenzustellen, noch nicht zu einem Abschluss gelangt.

Ich will mich vielmehr im folgenden nur mit solchen Eigenschaften des menschlichen Schädels beschäftigen, die sich nur durch einfache Beobachtung feststellen lassen.

Von vornherein war ich darauf angewiesen, eine gewisse Auswahl unter den vielen Varietäten, die am Schädel überhaupt oder an manchen Rassenschädeln beobachtet wurden, zu treffen. Damit hat die Untersuchung etwas Willkürliches; dies lässt sich aber nicht vermeiden. Jeder wird mir zugeben, dass es unmöglich und auch wertlos sein dürfte, jeden einzelnen Schädel auf die zahllosen Varietäten hin, die vorkommen können, genau zu prüfen. Ich bin überzeugt, dass wie wir bei den Geschlechtsunterschieden nach einem sehr treffenden Wort Rebentischs „viel unnützen Ballast“ mit uns herumschleppen, so auch im weiteren Verlaufe dieser Untersuchung sich manches angebliche Rassenmerkmal als wertlos erweisen wird, so dass es für die von mir geplante Fortsetzung über Bord geworfen werden kann. Wenn so einerseits in mancher Hinsicht eine gewisse Überfülle der Untersuchungspunkte vorliegt, so muss ich andererseits zugeben, dass in dieser Zusammenstellung noch manche Punkte fehlen, die Berücksichtigung verdient hätten: so z. B., um nur eines zu nennen, die Fossula vermiana, deren Aufnahme ich aus besonderen Gründen unterlassen hatte. Diese und einige andere Fragen werde ich noch nachträglich prüfen und bei der weiteren Fortsetzung meiner Untersuchungen dann gleich von vornherein mit berücksichtigen.

Das Vorliegende soll nun der erste Versuch sein, an dem gewissermassen erst Erfahrungen gesammelt werden können. Erst nach einer grösseren Reihe von Beobachtungen lernt man ja gewöhnlich erkennen, ob die gewählte Einteilung zweckdienlich, ob sie vollständig war. Ich hoffe die Erlaubnis zu erhalten, auch andere Schädelansammlungen als die unseres Institutes benutzen zu dürfen, und so allmählich ein sehr grosses Material zusammenzubringen, das die Anwendung der Schwalbepfizerschen Methode auch wirklich zulässt und so uns sichere Resultate liefert; vorläufig ist mein Material noch viel zu klein, und *so kann ich auch im folgenden noch keine Resultate bieten, sondern nur zeigen, wie ich mir die Durchführung der Aufgabe denke.* Sehr



wünschenswert wäre es, wenn es gelingen könnte, eine Einigung über die zu untersuchenden Punkte herbeizuführen. Wir haben doch in Deutschland die Verabredung getroffen, die in unseren Sammlungen aufbewahrten kraniologischen Schätze der Allgemeinheit dadurch für die wissenschaftliche Benutzung zugänglich zu machen, dass wir nach bestimmten, in der „Frankfurter Verständigung“ verabredeten Grundsätzen die Schädel messen und ihre Masse im „Schädelkatalog“ veröffentlichen. *Ein sehr fühlbarer Mangel, der dem Schädelkatalog noch anhaftet, ist es, dass nur die Messungen, nicht aber die Beschreibungen der Schädel nach bestimmten Prinzipien vorgenommen werden.* Der Vorliebe der verschiedenen Bearbeiter der einzelnen Sammlungen ist es überlassen, ob sie die eine Varietät beschreiben, die andere ignorieren wollen; meist ist aus dem Text auch nicht ersichtlich, ob der betreffende Bearbeiter bei jedem einzelnen Schädel immer dieselben Prinzipien der Beschreibung angewendet oder ganz willkürlich einmal eine entsprechende Notiz gegeben, ein anderes Mal sie fortgelassen hat: so ist es gewöhnlich auch für die ganz wenigen Punkte, über die sich in den Beschreibungen Angaben finden, nicht möglich, eine statistische Verwertung derselben vorzunehmen.

*Ich möchte es deshalb als wünschenswert bezeichnen, dass*

- 1. eine Verabredung über diejenigen Varietäten getroffen werden möchte, über die in jeder einzelnen Beschreibung im Schädelkatalog eine Mitteilung erwünscht wäre — womit ja niemand der Möglichkeit beraubt würde, nach Belieben auch noch ausserdem andere Punkte zu berücksichtigen;*
- 2. zu den bereits veröffentlichten Schädelkatalogen Nachträge geliefert werden möchten, in denen auf Grund dieser Verabredungen die Varietäten Berücksichtigung fänden.*

Erst dann könnte, meiner Ansicht nach, der Schädelkatalog das werden, was den Begründern dieser Einrichtung in der Frankfurter Verständigung vorgeschwebt hat: ein grossartiges geschriebenes Museum, das jedem anthropologischen Forscher stets und ohne grosse persönliche Opfer zur Verfügung stände.

Dann erst könnte die Aufgabe ihrer Lösung näher gebracht werden, die doch, wie ich glauben muss, eine der wichtigsten, vielleicht die wichtigste Frage der somatischen Anthropologie darstellt, welche Merkmale,

seien sie regressiver oder progressiver Natur, den verschiedenen Rassen im allgemeinen vorwiegend zukommen: denn einerseits ist das in den verschiedenen deutschen Museen verteilte Material ein sehr beträchtliches, und ich zweifle nicht, dass es sich als ein hinreichendes erweisen würde; es könnte eine solche Untersuchung also im grossen Stil entscheidend durchgeführt werden und sich eine ganze Anzahl anderer damit zusammenhängender wichtiger Erörterungen anschliessen. — Andererseits aber wäre die Möglichkeit gegeben, und darauf lege ich ganz besonderen Wert, das Vorkommen einer grossen Reihe von Varietäten *nebeneinander*, die Art ihrer Kombinationen bei den verschiedenen Rassen zu prüfen; aus der Häufung progressiver Merkmale bei der einen, regressiver bei der anderen Rasse würden wichtige Schlüsse gezogen werden können und zugleich eine Art Kontrolle der Richtigkeit dieser Schlüsse gewonnen sein.

Gerade darum habe ich auch im folgenden den Versuch gemacht, eine grosse Reihe von Varietäten zugleich an demselben Material zu untersuchen, um eventuell aus der Häufung gewisser Merkmale Schlüsse ziehen zu können.

Über einzelne, später genauer zu erwähnende Punkte existieren ja bereits grosse und äusserst wertvolle Statistiken, wie überhaupt die bereits geleisteten *Vorarbeiten* ausserordentlich zahlreich sind. Ich hatte, als ich mit der Ausführung meines Planes begann, mir eine Art von Zettelkatalog über die einschlägigen bisher erschienenen Veröffentlichungen zusammengestellt, zunächst nur nach den im Archiv für Anthropologie gegebenen Jahresberichten: allein aus dieser, in den ersten Jahrgängen nicht sehr reichlichen Quelle erhielt ich die Titel von ca. 450 Arbeiten, wobei die grösseren und allgemeineren Publikationen über Schädelvarietäten noch nicht mit eingerechnet sind.

Man ersieht daraus die ungeheure Menge von Material, das zur Lösung dieser Fragen bereits herbeigeschafft worden ist. Ich wollte gerade beginnen, auch die viel ergiebigeren Quellen der Virchowschen und Schwalbeschen Jahresberichte auszunutzen, als das wunderschöne Werk von Le Double, *Traité des variations des os du crâne I*, erschien, das mich der grossen Mühe, diese Vorarbeiten auszuführen, teilweise enthob. Ich konnte mich nun, wenigstens für die von Le Double bisher nur bearbeiteten Knochen des Schädeldgewölbes, darauf be-

schränken, einzelne Verbesserungen und Vermehrungen des Quellenmaterials vorzunehmen, andererseits aber die reichste Belehrung aus diesem phänomenalen Werke zu ziehen.<sup>1)</sup> Da ich hier nur die Varietäten in ihrer ethnischen Bedeutung bearbeiten will, so gedenke ich vorläufig die vergleichend-anatomische Seite der Frage, die Le Double z. B. vorwiegend interessiert, während die rein anthropologische Betrachtung für die von ihm bis jetzt besprochenen Varietäten des Schädels bei ihm einen weit geringeren Raum einnimmt, völlig beiseite zu lassen, und werde deshalb auch nur solche Arbeiten zitieren, die auch die Rassenanatomie berücksichtigt haben. Dass ich, wenn ich auch möglichste Vollständigkeit selbstverständlich erstrebt habe, diesem Ziele noch nicht sehr nahe gekommen sein kann, weiss ich; wer sich die Schwierigkeiten, die weiterstreute und oft sehr schwer oder gar nicht zugängliche Literatur zusammenzubringen, klar macht, wird dies zu entschuldigen wissen. Ich hoffe bei den geplanten Fortsetzungen meiner Arbeit diese Lücken allmählich ausfüllen zu können und wäre für jede freundliche Mitteilung in dieser Beziehung dankbar.

Ich bin bei der *Auswahl der zu untersuchenden Punkte* so verfahren, dass ich diejenigen, welche mir als wichtig bekannt geworden waren, besonders berücksichtigte, und diese Auswahl mittels der Lehrbücher, besonders auch des schönen Buches von Wiedersheim über den „*Bau des Menschen als Zeugnis für seine Vergangenheit*“, kontrollierte; dazu kamen einige wenige Punkte, die durch neuere Arbeiten, wie die von Dubois, Schwalbe, Klaatsch, Walkhoff, ein besonderes Interesse gewonnen hatten.

Bei der *Anordnung* bin ich aus Bequemlichkeitsrücksichten so verfahren, dass zunächst der Schädel im allgemeinen angesehen, dann die Teile des Schädels, der Basis und des Gesichtes in der Reihenfolge, wie sie zusammenliegen, untersucht werden.

Was das *untersuchte Material* anbetrifft, so habe ich vorläufig nicht alle in der anthropologischen Sammlung der anatomischen Anstalt vorhandenen Rassenschädel aufgenommen, sondern nur die von Angehörigen solcher Rassen, die durch mehrere Schädel vertreten sind

<sup>1)</sup> Es wäre sehr dankenswert, wenn bei der Fortsetzung die literarischen Nachweise, die oft nur Jahr und Ort der Erscheinung, nicht aber das betreffende Archiv angeben, noch genauer ausfielen, und im Register hinter dem Namen des Autors die Seitenzahl, wo dieser Name vorkommt, angegeben würde.



oder wo die Aussicht besteht, gleichartige in anderen Sammlungen anzutreffen (z. B. Aino); wenn sich der Plan, eine Art von Nachtrag zum Schädelkatalog herzustellen, verwirklichen lässt und ich die Erlaubnis erhalte, gedenke ich auch alle übrigen Rassenschädel des Instituts aufzunehmen. Ganz ausgeschlossen wurden Bastarde und Mischlinge, ferner Schädel mit nicht genau bestimmbarer Rassenzugehörigkeit, z. B. solche von einem mohammedanischen Friedhof in Ägypten, schliesslich alle Anatomieschädel, da diese gewöhnlich gerade wegen irgend einer Abnormität oder Varietät aufgehoben worden waren. Leider habe ich bisher fast gar kein Vergleichsmaterial von Schädeln der weissen Rasse, abgesehen von einer Anzahl Schädeln aus tiroler Beinhäusern, verwenden können. Dieser Mangel wird sich wohl auch später noch fühlbar machen: wir besitzen in unseren Sammlungen überhaupt sehr wenig geeignetes Material von Schädeln unseres eigenen Stammes. Die auf den Seziersälen gewonnenen Schädel können gewöhnlich nicht aufbewahrt werden; gerade sie aber haben, wenn man wie so oft Geschlecht, Alter und Heimat der betreffenden Person kennt, einen gewissen Wert, wie man auch sonst über den Wert von Anatomieschädeln denken mag. Vielleicht liesse sich die Messung und Aufnahme der besonderen Eigenschaften derselben vornehmen und so wertvolles Material gewinnen, ohne dass es nötig wäre, sie der Sammlung endgültig einzuverleiben.

Ich gebe nunmehr eine Übersicht der in unserem Institute aufbewahrten, von mir untersuchten Schädel. Auch an dieser Stelle möchte ich meinem hochverehrten Chef, Herrn Geheimrat Waldeyer, den aufrichtigsten Dank abstatten für die freundlichst erteilte Erlaubnis, dieses Material bearbeiten zu dürfen.

*Das vorläufig untersuchte Material:*

Aus Europa:

Tiroler . . . . .	18 Schädel
(Finnen) . . . . .	5 „
(Türken) . . . . .	4 „
(Lappen) . . . . .	7 „
(Juden) . . . . .	4 „



## Aus Asien:

Japaner . . . . .	4	Schädel
Koreaner . . . . .	1	"
Siamesen . . . . .	6	"
Chinesen . . . . .	17	Schädel
Mongolen . . . . .	28	"
(die letztgenannten 4 zusammen)		
(Ainó) . . . . .	2	"
Malayen . . . . .	21	"

## Aus Afrika:

Loango . . . . .	47	Schädel	
Ogowe . . . . .	23	"	
Chinchoxo . . . . .	10	"	
Ambuco . . . . .	8	"	
Kongo . . . . .	5	"	
Aus dem Kongo-Gebiet . .	93	"	
(die letztgenannten 5 zusammen)			
Uniamuezi . . . . .	10	"	
Momvu . . . . .	16	"	
(Mombuttu) . . . . .	2	"	
(Nuwēr) . . . . .	2	"	
Kaffern . . . . .	5	"	
Bongo . . . . .	28	"	
Schilluk . . . . .	17	"	
(Dinka) . . . . .	5	"	
Ägyptische Mumien . . .	27	"	
(Kru) . . . . .	4	"	
Buschmänner, Hottentotten	14	"	(10 + 4)
(Betschuana) . . . . .	3	"	
(Guanche). . . . .	4	"	

## Aus Amerika:

Alte Mexikaner . . . . .	19	Schädel
Alte Peruaner . . . . .	78	"

## Aus Ozeanien:

Neu-Britannien, Neu-Irland	56	Schädel
Australien . . . . .	13	"

Ausserdem noch eine Reihe „verschiedener“ Schädel, die ich hier nur in ganz vereinzeltten Fällen erwähnen werde.

Im ganzen rund zwischen 4 und 5 Hundert Schädel, also noch ein relativ kleines Material. Doch sind die hier aufgezählten Volksstämme alles solche, die auch in anderen Sammlungen vertreten sind so dass zu hoffen ist, dass nach Benutzung auch anderer Sammlungen sich sichere Resultate gewinnen lassen werden. In Klammern habe ich in der Tabelle diejenigen Namen gesetzt, die in den nun folgenden Übersichten über die Ergebnisse der Untersuchung der einzelnen Punkte für gewöhnlich nicht vorkommen werden, weil sie noch durch eine zu geringe Zahl von Objekten vertreten sind.

Ehe ich diese Einzelübersichten gebe, möchte ich noch das Eine bemerken, dass ich überall auch die prozentuale Häufigkeit des Vorkommens der einzelnen Varietäten angegeben habe; selbstverständlich aber halte ich diese Berechnungen nur in den grösseren Abteilungen in gewissem Masse für brauchbar; der Gleichmässigkeit wegen, und weil schwer eine Grenze zu ziehen ist, wann man solche Berechnungen nicht mehr anstellen darf, habe ich dieselben aber überall durchgeführt; es wird dadurch immerhin der Überblick etwas erleichtert.

Die in der *Literatur* niedergelegten Angaben habe ich bisher nur zu einem sehr geringen Teil verwertet. Nur grosse Statistiken, wie die von Virchow, Ranke, Koganei, Anutschin u. a., ferner solche, die eine Reihe von Varietäten nebeneinander berücksichtigen, wie das schöne Werk der Sarasins, die grosse Untersuchung von Frank Russel, die mit Rücksicht auf die Behandlung der Varietäten wirklich musterhaft durchgeführte, wenn auch nur auf ein sehr kleines Material gegründete Bearbeitung der dreissig Dschaggaschädel durch Widenmann, und einige andere Aufsätze habe ich an den geeigneten Stellen zum Vergleich herangezogen. So lange das Untersuchungsmaterial noch so klein ist, wie jetzt, ist es wertvoll, die von anderen gewonnenen Resultate als Corrigens daneben zu haben.

### Spezieller Teil.

#### § 1. Reihenfolge der Nahtverknöcherung.

Bei Wiedersheim [20 S. 58] findet sich die Angabe, Gratiolet habe festgestellt, dass sich das Verstreichen der Schädelnähte bei

höheren Menschenrassen in anderer Reihenfolge vollziehe als bei niederen; bei letzteren beginne der Prozess, wie bei den Affen, stets vorn in der Frontalregion des Schädels, um dann von hier aus nach hinten fortzuschreiten; bei höheren Rassen dagegen komme die Fronto-Parietalnaht erst nach Verstreichen der Sutura parieto-occipitalis zur Verknöcherung. Die Folge sei eine frühzeitige Beschränkung der Vorderlappen des Gehirns im ersteren Falle, und es liege nahe, darin eine der Ursachen für die intellektuelle Differenz zu erblicken.

Ich kannte diese Angaben nicht, habe auch bei keinem anderen Autor eine ähnliche gefunden. Leider ist es mir nicht gelungen, die Originalstelle aufzufinden. Mir erschien aber diese Behauptung so interessant, dass ich sie in mein Beobachtungsschema mit aufgenommen habe. Ich notierte die Fälle, in denen die Verknöcherung bereits vorn begonnen hatte, während hinten noch nichts davon zu bemerken war; ferner die, wo der Prozess hinten bereits bemerkbar war; schliesslich diejenigen Fälle, in denen vorn und hinten, und die, in denen noch nirgends die Nähte zu verknöchern anfangen.

### Nahtverknöcherung.

Anzahl	Bezeichnung	Beginn vorn	Beginn hinten	Vorn und hinten vorhanden	Noch nicht vor- handen
18	Tiroler	7	3	1	7
17	Chinesen	3	3	2	9
28	Mongolen	6	3	3	16
21	Malayen	5	—	—	16
47	Loango	9	5	4	29
93	Kongogebiet	19	14	11	49
10	Uniamuezi	1	1	1	7
16	Momvu	1	—	7	8
14	Buschmänner, Hottentotten	—	—	4	10
5	Kaffern	1	—	—	4
28	Bongo	3	—	—	25
17	Schilluk	2	1	1	13
27	Ägyptische Mumien	3	—	4	20
78	Peruaner	11	2	14	51
19	Mexikaner	3	—	1	15
50	Neu-Britannier, Neu-Irländer	6	—	5	39
13	Australier	6	—	3	4

Oft ist es sehr schwer zu entscheiden, ob man den Beginn der Verknöcherung unter „vorn“ oder „hinten“ verzeichnen soll; denn sehr oft liegt er in der Mitte, in der Pfeilnaht. Ich kann mich vorläufig des Eindrucks nicht erwehren, als ob im allgemeinen überall vorn das Verstreichen der Nähte beginne; doch ist mein Vergleichsmaterial, wie ich zugeben muss, noch zu gering, und die Sache muss weiter verfolgt werden.

### § 2. *Metopismus.*

Das Vorkommen einer persistierenden Stirnnaht gehört zu den am frühesten, am häufigsten und am besten untersuchten Merkmalen. Zunächst gebe ich meine eigenen Zahlen:

Persistenz der Stirnnaht.

Anzahl	Bezeichnung	Total		Partiell
		Fälle	%	
18	Tiroler	3	16,6	
17	Chinesen	1	5,8	2
28	Mongolen	1	3,5	7
21	Malayen	—	—	1
47	Loango	1	2,0	
93	Kongogebiet	1	1,0	
10	Uniamuezi	—	—	—
16	Momvu	—	—	1
14	Buschmänner, Hottentotten	—	—	—
5	Kaffern	—	—	—
27	Bongo	—	—	3
17	Schilluk	—	—	3
27	Ägyptische Mumien	—	—	
78	Peruaner	—	—	3
19	Mexikaner	—	—	2
53	Neu-Britannier, Neu-Irländer	3	5,6	3
13	Australier	—	—	—

Die Statistik über die Reste der Stirnnaht hatte ich im Beginn, bei Untersuchung der Tiroler, der Neger und der ägyptischen Mumien-schädel, die zufällig zuerst an die Reihe kamen, noch nicht durchgeführt; es fehlen deshalb in dieser Tabelle die Angaben darüber. Noch einige andere Punkte sind gleichfalls erst im Laufe der Unter-



suchung von mir aufgenommen worden; ich werde bei Besprechung dieser nun nicht mehr erklären, warum sich bei den eben bezeichneten drei Abteilungen dann eine Lücke findet.

Ich will hier nicht die zahlreichen Angaben, soweit sie sich bei Le Double finden, anführen, weil ich, wie bereits erwähnt, beabsichtige, erst nach Abschluss meiner mit dem Material des Berliner anatomischen Institutes begonnenen Untersuchungen die in der Literatur vorhandenen Angaben mit zu verwerthen; da aber die in meinen Tabellen niedergelegten Angaben dazu dienen sollen, eine oberflächliche Orientierung, ob es sich bei dem untersuchten Punkte überhaupt um ein Rassenmerkmal handeln mag, zu ermöglichen, — wenn ich auch, wie ich nochmals ausdrücklich bemerke, wegen des zu geringen Untersuchungsmateriales gar nicht daran denke, vorläufig über den Grad der Verschiedenheit irgendwelche Schlüsse daraus zu ziehen, — so möchte ich einige gut begründete Ergebnisse, die Le Double z. T. nicht erwähnt, welche eine solche Orientierung erleichtern helfen, hier zusammenstellen:

Anzahl	Bezeichnung	Fälle	%	Autor
2535	Altbayr. Landbevölkerung	190	7,3	Joh. Ranke [11]
809	Moderne Deutsche	76	9,39	Simon [25]
1305	„ Franzosen	131	10,0	s. weiter unten
1127	„ Nordamerikaner		1,1	Frank Russel [13]
10000	Alte Pariser Katak.-Sch.		9,91	Manouvrier und Topinard [23]
458	„ Peruaner		1,1	Frank Russel [13]
416	„ Mounds-Schädel		0,7	Harrison Allen [1]
93	Antike Pompejaner	10	10,7	Emil Schmidt [15]
209	Papua	9	4,3	Regalia [24]
81	Mongolen	5	4,1	Iwanowski [6]

Ich will gleich hier, weil ich es bei den anderen Punkten in der Regel nicht tun werde, ein Beispiel geben, wie sich nach den schon erwähnten von Schwalbe und Pfitzner angegebenen Vorschriften [16] eine rationelle Statistik durchführen lässt. Ich habe die in dieser Tabelle gegebene Zusammenstellung nicht ohne Absicht ausgewählt. Die angegebenen Prozentzahlen sind zum grossen Teil an einem ausserordentlich reichen Beobachtungsmaterial gewonnen. Sämtliche in

Europa untersuchten Schädel stehen, wie sich zeigt, in einem starken Gegensatz zu denen aus Amerika, Asien und Ozeanien. Das Untersuchungsmaterial ist aber bei diesen letzteren, wenn auch nicht unbedeutend, so doch ein ungleich geringeres. Mit Recht wird man sich daher scheuen, trotz des in der Gesamtheit dieser Untersuchungen verarbeiteten kolossalen Materiales, Schlüsse daraus zu ziehen; ich tue es gleichfalls nicht. Wie aber sollen wir diese Möglichkeit schaffen? Ich wähle, um dies zu zeigen, die Rubrik: „Moderne Franzosen“ aus. Le Double gibt nämlich an, dass Topinard [23] die Stirnnaht bei 611 modernen Franzosenschädeln 58 mal erhalten fand; Calmette [22] sah sie bei 494 ebensolchen Schädeln 51 mal, und Le Double selbst fand sie bei 200 Schädeln 22 mal. Das bedeutet

A 58 Fälle auf 611 = 9,3 % (Topinard)

B 51 „ „ 494 = 10,3 % (Calmette)

C 22 „ „ 200 = 11,0 % (Le Double)

Wem sollen wir nun glauben? Welche Zahl als die das Gesetz ausdrückende in unserer Tabelle verzeichnen?

Offenbar hat keiner der drei Beobachter ein für diesen Zweck genügendes Material untersuchen können.

Wenn wir aber das Material dadurch vermehren, dass wir immer zwei dieser Beobachtungen zusammenziehen, als wenn dieses so erhaltene Gesamtmaterial von vornherein zur Verfügung gestanden hätte (— wie wenn etwa Topinard nach Tours gereist wäre und dort auch noch das Material von Le Double untersucht hätte —), so wird die Sache anders. Schwalbe und Pfitzner haben an zahlreichen Beispielen gezeigt, dass das Resultat der gesamten Untersuchung durch Resultate, die an einzelnen Teilen des Materiales gewonnen wurden, kontrolliert werden kann. Sobald die Prozentzahlen, welche aus einzelnen Beobachtungsreihen, die ev. zu einer grösseren zusammengefügt werden müssen, gewonnen wurden, mit denen des Gesamtmaterialies in der ganzen Zahl übereinzustimmen anfangen, kann man annehmen, dass eine gewisse Konstanz erreicht ist, dass das nun vorliegende Material seiner ganzen Beschaffenheit nach ausreicht, um uns Gesetze zu enthüllen.

Nun ist in dem Fall der modernen französischen Schädel, wenn man alle drei Untersuchungsreihen berücksichtigt, die persistierende

Stirrnaht bei 1305 Schädeln 131mal angetroffen worden: also in 10 Prozent der Fälle. Zieht man immer je zwei Beobachtungsreihen — eine allein reicht, wie wir gesehen haben, nicht aus — zu einer zusammen, so ergibt sich

$A + B$	109	Fälle unter 1105	= rund 10 %
$B + C$	73	„ „ 694	= „ 10 %
$A + C$	80	„ „ 811	= „ 10 %
$A + B + C$	131	„ „ 1305	= „ 10 %

womit ich die Berechtigung des Schlusses für gesichert halte: Bei den modernen französischen Schädeln findet man Persistenz der Stirrnaht in 10 Prozent der Fälle. Ich bin überzeugt, dass auch weitere geeignete Untersuchungen an diesem Resultat nichts ändern werden, muss aber wegen der Begründung auf die Arbeit von Schwalbe und Pfitzner verweisen.

In dieser Weise lassen sich die verschiedenen, oft sehr differenten Angaben in der Literatur verwerten. Und so denke ich mir auch am Schlusse meines Unternehmens die Ausführung der geplanten Untersuchung. Eine Reihe von Fragen werden sicher auch am Schlusse nicht beantwortet werden können; z. B. glaube ich nicht, dass genügendes Untersuchungsmaterial existiert, um Rassenverschiedenheiten (wenn es überhaupt solche gibt) in der Häufigkeit eines Os parietale bipartitum, bei der ausserordentlichen Seltenheit dieses Vorkommnisses, festzustellen. Für eine grosse Reihe von Punkten aber wird sich ein begründetes Urteil gewinnen lassen. Und damit werden wir vor den leider auch heute noch so häufigen Fällen geschützt sein, in denen weittragende Folgerungen aus einem ganz unzureichenden Material gezogen werden. Le Double berichtet einen sehr lehrreichen Fall, den ich gleichfalls, da ich doch schon auf die Methode hier ausführlicher eingehen musste, anführen will. Jemand untersucht 3 Ligurerschädel, findet darunter 1 mit persistenter Stirrnaht, 1 mit Spuren einer solchen; der letzte ist normal. Daraus wird geschlossen: „que la division de l'os du front était très commune dans les races anciennes et que l'homme a eu primitivement deux frontaux indépendants ainsi que la plupart des Mammifères“.

Nehmen wir an, diese ganz törichte Statistik hätte moderne französische Schädel betroffen, und wir wären gezwungen, sie gleichfalls

neben den 3 Beobachtungsreihen *A*, *B* und *C* als *D* zu berücksichtigen. Wenden wir die Regel von Schwalbe und Pfizner an, so erhalten wir

$$\begin{array}{rcl}
 D & 1 : & 3 = \text{rund } 33 \% \\
 A + B + D & 110 : 1108 = & \text{„ } 10 \% \\
 A + C + D & 81 : 814 = & \text{„ } 10 \% \\
 B + C + D & 74 : 697 = & \text{„ } 11 \% \\
 A + B + C + D & 132 : 1308 = & \text{„ } 10 \%
 \end{array}$$

und damit wären wir, wenn wir sehr gewissenhaft sein wollen, gezwungen, die ganze bisher vorliegende Statistik, da in den Unterabteilungen die Prozentzahl noch schwankt, als noch nicht ganz ausreichend zu bezeichnen und vorläufig die Rubrik, welche die Häufigkeit der Persistenz der Stirnnaht bei den Franzosen angibt, unausgefüllt zu lassen: — wenn wir eben solche unberechtigten Schlussfolgerungen, die zu nichts dienen als unser Material zu verschlechtern (in diesem Falle ist die Verschlechterung allerdings nicht bedeutend, weil sie durch die Güte der übrigen Beobachtungen kompensiert sind), überhaupt registrieren wollen. Da aber der Sinn einer Prozentangabe, wie der Name sagt, nur der sein kann, dass wir angeben wollen, in wieviel von 100 Fällen ein Vorkommnis beobachtet wird, so muss verlangt werden, dass die Beobachtungsreihe auch mindestens 100 Fälle umfasse; und aus der eben gegebenen Übersicht folgt, dass für den vorliegenden Fall sogar Beobachtungsreihen von nahe an 1000 Fällen nötig sind, um konstante Ergebnisse zu erhalten. Schlussfolgerungen wie die zitierte, die leider gerade in der Anthropologie so häufig sind und viel dazu beigetragen haben, sie in Misskredit zu bringen, werden dann immer seltener werden.

Ich werde deshalb, wenn ich an das Ziel meiner geplanten Untersuchung gelangen sollte, auch nur solche Rubriken berücksichtigen, auf die sich die Kontrollversuche anwenden lassen; solche, die zu geringes Material umfassen, können dann eventuell, wenn auch mit ungleich geringerer Sicherheit, auch noch zum Vergleich herangezogen werden.

Ich habe an dem Beispiel des Metopismus die Wege, die ich einzuschlagen gedenke, etwas ausführlicher geschildert, um dann bei den weiteren Punkten hierauf nicht wieder eingehen zu brauchen. Die Suche nach Rassenunterschieden scheint, nach den Tabellen zu urteilen,



hier nicht aussichtslos zu sein. Zudem handelt es sich um eine ausserordentlich interessante Erscheinung, über deren Deutung noch keine Einigkeit herrscht: während die einen sie für ein regressives Merkmal, ein Zeichen niederer Rasse, halten, bezeichnen im Gegenteil andere diese Bildung als eine progressive; selbstverständlich fehlt es auch nicht an solchen, die in der Persistenz der Stirnnaht einen Degenerationscharakter erkennen wollen.

Auch die Reste der Stirnnaht zu notieren, könnte vielleicht zweckmässig sein, weil doch ein häufiger vorkommendes teilweises Offenbleiben der Stirnnaht für eine vermehrte Neigung zum Metopismus sprechen dürfte.

### § 3. *Torus sagittalis ossis frontis.*

Es fiel mir auf, dass zuweilen an der Stelle der Stirnnaht ein sagittaler Wulst über das Stirnbein zieht, und ich habe dies dann gleichfalls notiert. Vorläufig kann ich nicht ersehen, ob hier eine Rassen-eigentümlichkeit vorliegt.

Ich fand den *Torus sagittalis ossis frontis*, der übrigens oft besser zu fühlen als zu sehen ist, in folgenden Fällen:

Anzahl	Bezeichnung	Fälle	%
18	Tiroler	3	16,7
17	Chinesen	3	17,6
28	Mongolen	5	17,8
21	Malayen	0	0
47	Loango	10	21,2
93	Kongogebiet	14	15,0
10	Uniamuezi	4	40,0
16	Momvu	6	37,5
14	Buschmänner, Hottentotten	3	21,4
5	Kaffern	0	0
27	Bongo	4	14,8
17	Schilluk	5	29,4
27	Ägyptische Mumien	0	0
78	Alte Peruaner	8	10,2
19	Alte Mexikaner	2	10,5
53	Neu-Britannier, Neu-Irländer	7	13,2
13	Australier	5	38,4

Bei W. Krause [8] finde ich ihn nicht erwähnt. Ich weiss nicht, ob der „Bourrelet exocrâniens médio-frontal“ von Le Double [9 S. 170—172] dieselbe Bildung ist; doch scheint es so (vgl. Taf. IV, Fig. 3) nach der Beschreibung: „l'existence d'une quille, d'une crête mousse, d'un relief, d'un bourrelet arrondis exocrâniens continus ou discontinus, plus ou moins accusés, suivant le trajet de la suture métopique, ouverte ou fermée, et s'étendant ou non au delà du bregma.“ Als ich im Sommersemester 1903 diese Untersuchung anstellte, war Le Doubles Werk noch nicht erschienen, und so habe ich leider die in seiner Definition angegebenen Möglichkeiten nicht berücksichtigt. Untersuchungen von Rassen-schädeln auf diesen Punkt hin scheinen bis jetzt nicht vorgenommen worden zu sein. Es scheint mir nicht ohne Interesse, darüber Angaben zu sammeln, um so mehr, als ich bei Le Double die Angabe finde: „sur le crâne du Pithecanthropus erectus . . elle dessine cette fontanelle (sc. bregmatique) et témoigne que celle-ci était assez étendue . . .“ Die mir zur Verfügung stehende Reproduktion der Abbildung bei Martin [10] bestätigt dies.

#### § 4. *Os fontanellae majoris.*

Dieser Knochen, das alte Os antiepilepticum, das Os bregmatique, Osso bregmatico der Franzosen und Italiener, ist wie überhaupt (W. Krause [8], S. 68), so auch in unserer Sammlung recht selten. Ich fand es bei je einem von 46 Loangonegern, 26 Mumien-Schädeln, 78 alten Peruanern, 50 Neu-Britanniern und Neu-Irländern. Le Doubles Werk entnehme ich die Angaben, dass er den Knochen bei 321 Schädeln aus Tour 3mal, Chambellan bei 198 Parisern 2mal, Zoja bei 600 Italienern 10mal, Centonze bei 400 Italienern 4mal, Bianchi bei 229 Peruanern ihn in 2,47 % der Fälle gefunden hat (dagegen niemals bei den anderen im italienischen Museum für Anthropologie aufbewahrten Rassen-Schädeln). Frank Russels Statistik entnehme ich folgende Angaben: 52 Eskimos 1,9 %, 458 Ohio, Tennessee 1,1 %, 884 North America 0,7 %, 449 Peru 0,2 %. Es ist mir sehr fraglich, ob es möglich sein wird, ein solches Material zusammenzubringen, dass Schlüsse über das prozentuale Vorkommen dieses sehr seltenen Knochenstückes bei verschiedenen Rassen gezogen werden könnten.

Gut begründete vergleichend-anatomische Gesichtspunkte, aus denen seine rassenanatomische Bedeutung folgen würde, lassen sich nicht aufstellen.

### § 5. *Pterion.*

Über die verschiedenen Bildungen, die in der Pteriongegend vorkommen, und über ihre vergleichend-anatomische und rassenanatomische Bedeutung ist so viel geschrieben worden und existieren so gewaltige Statistiken, dass es keinen Zweck hat, wenn ich das vorläufig von mir zusammengebrachte Material hier mitteile. Ich will nur erwähnen, dass der einzige Processus temporalis ossis frontis, den ich gesehen habe, sich bei einem Uniamuezi fand. Bei der Aufnahme der einzelnen vorkommenden Möglichkeiten habe ich mich im allgemeinen an die in Rankes lichtvollen Ausführungen über die überzähligen Hautknochen [12] gegebene Einteilung gehalten.

Es wurde verzeichnet: Schaltknochen der vorderen Seitenfontanelle (doch ohne zu unterscheiden, ob einer oder mehrere, ob über- oder nebeneinander gelegene vorhanden waren), Processus frontalis des Schläfenbeines, Processus temporalis des Stirnbeines; ausserdem wurde „einfache“ Schläfenenge (Ranke [11], S. 18) notiert, wenn Stirn- und Schläfenbein sich direkt ohne Bildung eines Fortsatzes berührten oder die Trennungslinie eine Länge unter 5 mm hatte. Aus meinen Aufzeichnungen kann auch ersehen werden, ob alle diese Dinge sich links oder rechts oder beiderseitig fanden, doch kann ich nicht einsehen, dass in derartig subtilen Unterscheidungen, wie sie besonders im Ausland beliebt sind, ein Vorzug liegen soll.

### § 6. *Os Incae.*

Das Bestehenbleiben eines Os Incae ist nach seiner Geschichte eines der ehrwürdigsten, nach seiner vergleichend-anatomischen Bedeutung, über die immer noch keine Einigkeit herrscht, eines der interessantesten ethnischen Merkmale. Daher erklärt sich auch der ungeheure Umfang der Literatur, die über diesen Gegenstand herangewachsen ist; und eine natürliche Folge hiervon ist eine ausserordentliche Verwirrung im Punkte der Terminologie und in der Beurteilung der phylogenetischen Bedeutung, zumal auch noch allerlei

Schalt-, Fontanell- und andere Knochen von manchen dem echten Os Incae gleichgerechnet sind. Die existierenden Statistiken sind deshalb auch nur mit grosser Vorsicht zu verwerten.

Es ist ein sehr grosses Verdienst von Ranke, dass er in seinem grossartigen Werke über die überzähligen Hautknochen des Schädels [12] diejenigen Grundlagen geschaffen hat, auf denen wir unsere weitere Arbeit aufbauen können.

Auf Grund ausgedehnter entwicklungsgeschichtlicher Untersuchungen kam er zu der Aufstellung seines hier (Fig. 1) abgebildeten Schemas für den Aufbau der Hinterhauptschuppe, nach welchem der knorpelig angelegte Teil I der Schuppe mit einem häutigen Teil IIa verschmilzt, während die Oberschuppe durch eine zuweilen bestehen

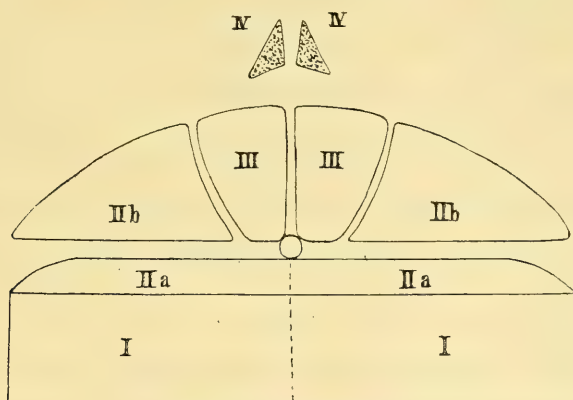


Fig. 1 (nach Ranke).

bleibende Naht, die bekannte Sutura transversa (S. mendosa), vorläufig von der so entstandenen Unterschuppe getrennt bleibt; die Oberschuppe bildet sich durch Verschmelzung von 4 Stücken, IIb, III, III, IIb; doch kann die Sutura mendosa oder eine oder mehrere der die vier genannten Stücke trennenden Nähte bestehen bleiben: so entsteht das Inkabein und seine verschiedenen Modifikationen. An der Spitze der Oberschuppe findet sich gewöhnlich ein Paar von Knochenpunkten (IV, IV), die selbständig bleiben und so Fontanellknochen bilden, oder mit der Nachbarschaft verschmelzen können. Im ersteren Fall kann es zur Bildung eines echten Spitzenknochens (Os triquetrum, Os apicis) kommen, doch ist dieser Knochen morphologisch und ent-



wicklungsgeschichtlich als gleichwertig jedem anderen Knochen der kleinen Fontanelle zu betrachten. Ich habe ihn deshalb bei der Aufnahme nicht von diesen letzteren Bildungen unterschieden; es ist schon zuweilen schwierig genug, den echten Inkaknochen von einem grossen Fontanellknochen zu trennen; massgebend war mir immer die *Sutura mendosa*.

Ehe ich meine Zahlen mitteile, möchte ich noch ein paar Worte über die Terminologie sagen.

Es ist ein grosser Übelstand, dass wir für die verschiedenen Modifikationen des Inkabeines bisher keine einheitliche Bezeichnungsweise haben. Nach der durch Rankes Darstellung erfolgten Klärung sollte es uns, so meine ich, leicht möglich sein, durch eine einfache Benennung anzugeben, welche Teile der Oberschuppe sich erhalten haben und welche nicht.

Ich möchte folgendes vorschlagen: Betrachtet man die verschiedenen Möglichkeiten des Vorkommens von Modifikationen des Inkabeines, die gedacht werden können, und bezeichnet man durch eckige Klammern das Stück, sei es aus einem oder durch Verschmelzung aus mehreren Knochenkernen hervorgegangen, dessen begrenzende Naht sich erhalten hat, so würde man die einfachste Form des *Os Incae*, das sogenannte *Os Incae verum*, durch die Formel ausdrücken können: [IIb—III—III—IIb]; die Bindestriche stellen dar, welche Stücke mit einander verschmolzen sind. Entsprechend würde das sog. *Os Incae quadripartitum* die Formel haben: [IIb] [III] [III] [IIb]. Wir haben nun bei dem Streben, einen kurzen Ausdruck für alle Eigentümlichkeiten solcher Bildungen zu finden, dreierlei zu berücksichtigen: 1. Das allgemeine Aussehen, ob es ein oder mehrere Knochenstücke sind; wir können dies durch die Angabe der Teile ausdrücken: non partitum, bipartitum, tripartitum, quadripartitum — 2. Die Lage der Teilstücke, ob medial oder lateral, bzw. rechts oder links: mediale, laterale, dextrum, sinistrum. — 3. Die Entstehung der Teilstücke, durch die Angabe der Anzahl von Knochenkernen, aus welcher der oder die zu beschreibenden Knochen verschmolzen sind: in diesem Sinne bezeichnet simplex = aus einem Knochenkern hervorgegangen; duplex = aus zwei Knochenkernen verschmolzen; triplex = aus drei

Knochenkernen verschmolzen. Die zuweilen für das Os Incae verum gebrauchte Bezeichnung simplex, die wohl aus der Übersetzung unseres deutschen Ausdruckes „einfach“ (= einfachstes, gewöhnlichstes Verhalten) psychologisch zu erklären ist, muss dann allerdings fallen; das echte Os Incae verum ist, wie Ranke gezeigt hat, IVplex.

Ich setze die Formeln und meine Vorschläge der Benennung hierher:

[IIb — III — III — IIb] Os Incae verum (proprium).

[IIb — III — III] [IIb] Os Incae bipartitum  
(triplex sinistrum et simplex dextrum).

[IIb] [III] [III — IIb] Os Incae tripartitum  
(simpl. sin., simpl. med., dupl. dextr.).

[IIb] [III — III] [IIb] Os Incae tripartitum  
(simpl. sin., dupl. med., simpl. dextr.).

[IIb] [III] [III] [IIb] Os Incae quadripartitum.

Die Bezeichnungsweise ist also eine morphologische, topographische und embryologische. (Die Form [IIb — III] [III — IIb] kommt meines Wissens nicht vor; nach Analogie des Bisherigen müsste sie eventuell bezeichnet werden als Os Incae bipartitum [duplex dextrum et duplex sinistrum].)

Bei all diesen Formen handelt es sich um solche Fälle, wo die Sutura mendosa in ihrem ganzen Verlauf erhalten ist; daher die Berechtigung, das oberhalb derselben liegende Knochenstück, mag es auch selbst wieder geteilt sein, Os Incae zu nennen.

Nun kommen aber auch Fälle vor, wo nur ein Bestandteil oder ein aus mehreren verschmolzenes Stück für sich erhalten ist und als Insel in der Schuppe liegt. Ich setze wieder die Möglichkeiten in der Formel hierher und schlage vor, diese Knochen als Teile eines Inkabeines, was sie doch sind, zu bezeichnen.

[IIb] Osis Incae pars simplex [lateralis sinistra (bezw. dextra)].

[III] „ „ „ „ [medialis sinistra (bezw. dextra)].

[IIb III] „ „ „ dimidia [sin. (bezw. dextra)].

[III — III]	Ossis Incae pars duplex medialis.
[IIb — III — III]	„ „ „ triplex sinistra (bezw. dextra).
[IIb] [IIb]	„ „ partes laterales dextra et sinistra.
[III] [III]	„ „ „ mediales dextra et sinistra.

Einige von diesen Formen kommen, so viel ich weiss, nicht vor.

Ich verweise zur Erläuterung meiner Terminologie auf die hier gegebenen Abbildungen (Taf. IV, Fig. 5 u. 7) von mir gesehener Formen und schliesse die Besprechung des Inkaknochens, indem ich meine Tabelle mitteile.

### Inkabein und Knochen der kleinen Fontanelle.

Anzahl	Bezeichnung	Os Incae jeder Form (auch Teile)		Reste der Sutura mendosa		Knochen der kleinen Fontanelle	
		Fälle	%	Fälle	%	Fälle	%
17	Tiroler	0	0			1	5,8
17	Chinesen	0	0	8	23,5	2	11,7
28	Mongolen	1	3,7	16	28,5	4	14,2
21	Malayen	0	0	10	23,8	2	9,5
46	Loango	1	2,1			3	6,5
92	Kongo	2	2,0			6	6,5
10	Uniamuezi	0	0			1	10,0
16	Momvu	0	0	1	3,1	0	0
14	Buschmänner, Hottentotten	1	7,1	5	17,8	1	7,1
5	Kaffern	0	0	2	20,0	0	0
28 (27)	Bongo	0	0	7	12,5	8	29,6
17	Schilluk	1	5,8	3	8,8	2	11,7
27 (26)	Ägyptische Mumien	1	3,7	4	7,4	2	7,6
78	Alte Peruaner	3 (4)	5,1			9	11,5
19	Alte Mexikaner	0	0	7	21,8	4	21,0
50	Neu-Britannier, Neu-Irländer	5	10,0	19	20,2	9	18,0
13	Australier	0	0	4	16,6	1	7,6

Mit Rücksicht darauf, dass man dem Inkaknochen, wie ja auch der Name sagt, eine besondere ethnische Bedeutung für das Volk der Peruaner beigelegt hat, möchte ich folgende Zusammenstellung verschiedener Statistiken geben, die ich z. T. dem Werke von Le Double entnehme:

78	Pernaner	3 (4)	Fälle =	5,1 %	Bartels
?	"			2 %	Raimondi [31]
451	"			21,5 %	Frank Russel [13]
?	"			20 %	Anutschin [2]
47	"	11	"	23,4 %	Le Double.

Wenn Tschudy [32, S. 107] behauptet hatte, dass der Knochen wenigstens bei peruanischen Foeten und Neugeborenen nie fehle, so möchte ich daran erinnern, weil ich dies bei Le Double nicht erwähnt finde, dass Broca [30] einen Fall demonstriert hat, für den dies nicht zutraf.

Was die Häufigkeit des Zusammentreffens von Schädeldeformation und Inkaknochen, auf die von manchen Autoren hingewiesen worden ist, betrifft, so fand ich die absolut und relativ meisten Inkaknochen bei den nicht deformierten Schädeln aus Neu-Britannien; ich war überrascht von der relativen Häufigkeit auch der Reste der Sutura mendosa bei diesen Menschen.

#### § 7. *Torus und Crista occipitalis.*

Seit Ecker [33] und Waldeyer [38, 39] auf die rassenanatomische Bedeutung dieser von Joseph [35] und Merkel [37] zuerst beschriebenen Bildungen hingewiesen haben, steht der Torus occipitalis und seine am stärksten ausgebildete Form, die Crista occipitalis, wie ich glaube mit Recht, in einem gewissen Ansehen als ethnisches Merkmal. An Statistiken existiert bisher wenig; die grösste ist von Hagen [34] im Münchener anthropologischen Institut angestellt; ich setze seine Zahlen, mit einem † bezeichnet, in meine Tabelle mit ein, bemerke aber, dass er nicht wie ich Torus und Crista unterscheidet. Ausserdem möchte ich erwähnen, dass nach einer Angabe von W. Krause [36] eine enorme Häufigkeit des Torus bei Papuas konstatiert werden kann: in einem Drittel der Fälle soll er immer vorhanden sein.



## Torus (Crista) occipitalis.

Anzahl	Bezeichnung	Torus	Crista	Gesamtsumme	
				Fälle	%
200	†Europäer			0	0
18	Tiroler			5	27,7
17	Chinesen	7	1	8	47,0
28	Mongolen	11	1	12	42,8
21	Malayen	4	0	4	19,0
20	†Malayen			0	0
89	Kongoneger			8	8,9
10	Uniamuezi	1	1	2	20,0
16	Momvu	5	0	5	31,2
14	Buschmänner, Hottentotten	0	0	0	0 <sup>1)</sup>
5	Kaffern	3	—	3	60,0
28	Bongo	1	—	1	3,5
17	Schilluk	5	—	5	29,4
48	†Afrikaner			15	
27	Ägyptische Mumien	5	1	6	22,2
100	†Ägyptische Mumien			8	
77	Alte Peruaner	22	2	24	31,1
19	Alte Mexikaner	11	2	13	68,4
23	†Amerikaner			18	
48	Neu-Britannier, Neu-Irländer	14	0	14	29,1
13	Australier	11	2	13	100,0
12	†Australier			7	

<sup>1)</sup> 13 mal Oberschuppe vorgewölbt.

## § 8. Foramen hypoglossi.

Die Angabe von Wiedersheim [20, S. 64], dass eine Verdoppelung des Foramen hypoglossi, die bei Anthropoiden ungleich häufiger vorkomme als beim Menschen, als eine Rückschlagserscheinung anzusehen sei, veranlasste mich, dies in das Beobachtungsschema aufzunehmen. Rassenanatomische Untersuchungen scheinen nach dieser Richtung hin bisher nicht angestellt worden zu sein. Ich fand

## Verdoppelung des Foramen hypoglossi.

Anzahl der untersuchten Schädelhälften	Bezeichnung	Fälle	%
32	Tiroler	8	25
34	Chinesen	3	8,8
56	Mongolen	9	16,0
42	Malayen	4	9,5
92	Loango	6	6,5
176	Kongo	10	5,6
20	Uniamuezi	0	0
32	Momvu	1	3,1
28	Buschmänner, Hottentotten	3	10,7
10	Kaffern	2	20,0
56	Bongo	8	14,2
34	Schilluk	6	14,7
44	Ägyptische Mumien	4	9,0
154	Peruaner	43	27,9
34	Mexikaner	3	8,8
88	Neu-Britannier, Neu-Irländer	5	5,6
26	Australier	2	7,9

Ich bedauere, dass ich nicht noch andere Statistiken zum Vergleich heranziehen kann. Bei den Neubritanniern und Australiern ist der Prozentsatz auffallend niedrig.

§ 9. *Vorsprünge und Impressionen in der Gegend  
des Foramen magnum.*

Die Literatur über die hier in Betracht kommenden Bildungen, z. B. Processus paracondyloideus, Processus paroccipitalis, Condylus tertius, ist fast unübersehbar, und ich kannte sie nur zum Teil, als ich im vorigen Sommer diese Untersuchungen anfang. Es gibt Dinge, die einem erst während einer solchen Durchsicht von Sammlungen auffallen, und so ist auch meine Statistik in sich ungleich. Ich kam im Laufe der Untersuchung, als ich diese Dinge zu sehen gelernt hatte, dahin, folgende Möglichkeiten zu unterscheiden:

1. Echter Condylus tertius;
2. An Stelle desselben eine Grube;
3. Eigentümliche sehr kleine Exostosen, die am Vorderrande des Foramen magnum sitzen und nach hinten und oben in die Schädelhöhle einspringen (s. Taf. IV, Fig. 4);

4. Grössere unregelmässige Exostosen, etwas vor dem Rande des Foramen magnum an der Pars basilaris gelegen, die ihrer Form und Lage nach so aussehen, als ob sie den angelöteten vorderen Bogen des Atlas oder Teile desselben darstellten;

5. Kräftige Entwicklung des Processus jugularis des Hinterhauptbeines, eventuell Vorhandensein eines langen Gelenkfortsatzes.

Mittlerweile ist Le Doubles Werk erschienen und habe ich ausserdem die Literatur vollständiger durchgearbeitet. Ich finde 1 und 2 als Homologon des Zahnes des Epistropheus bzw. als für diesen (verlängerten) Zahn bestimmte Gelenkgrube einstimmig angenommen, wie ich es auch gewöhnt war, zu betrachten; ich fand bei Koganei [7] eine Abbildung ähnlicher Fälle wie Nr. 3 bei Aino-Schädeln, und bei Amadei [40] die erste Abbildung von Nr. 4. Der unter Nr. 5 aufgeführte Processus paracondyloideus (paramostoides) ist ja seit langem bekannt.

Den dritten Condylus habe ich bei 3 Loangonegern und bei 2 Peruanern gefunden; ein Grübchen an seiner Stelle sah ich bei 5 Mongolen, 1 Kongoneger, 1 Schilluk, 1 ägyptischen Mumie, 4 Peruanern; die kleinen unter Nr. 3 erwähnten Exostosen, die dem Ansatz des Ligamentum suspensorium dentis epistroph. entsprechen sollen, fand ich 5mal bei meinen 75 Peruanern. Koganei sah sie 14mal bei 163 Aino-Schädeln, und die Gelenkfläche (Nr. 2) 9mal. Ich konnte vorläufig nicht die Überzeugung gewinnen, dass es sich bei diesen fünf verschiedenen Bildungen um Rassenmerkmale handeln möchte; die Zahlen über den Processus paracondyloideus will ich deshalb gar nicht erst mitteilen. Am wenigsten verstehe ich, was der Condylus tertius mit dem Atavismus zu tun haben soll, wie immer behauptet wird: wenn die betreffenden Schädel wenigstens dann nur diesen einen Gelenkhöcker hätten und nicht nebenbei noch die beiden normalen seitlichen Condylen aufwiesen! Wenn es sich hier um einen Atavismus handeln sollte, so müsste meiner Ansicht nach der Nachweis erbracht werden, dass beim Menschen wenigstens im fötalen Zustand ein Homologon existiert, das für gewöhnlich nicht selbständig wird, aber zuweilen noch zu einem dritten Condylus auswachsen kann.

§ 10. *Foramen Civinini und Foramen crotaphiticum.*

Durch Roth [42] und v. Brunn [41] wurde die Aufmerksamkeit allgemeiner auf diese schon länger bekannten Bildungen gelenkt und ihre phylogenetische Bedeutung hervorgehoben. Ich gebe die Abbildung eines Schädels, der auf der einen Seite das Foramen Civinini, auf der anderen das Foramen crotaphiticum deutlich zeigt. In meine Tabelle nehme ich einige der Resultate von Roth auf, die ich mit einem † bezeichne, ferner die 30 Dschagga-Schädel, die Widenmann [19] untersucht hat, und die von Koganei [7] an 163 Aino-Schädeln erhaltene Zahl. Die Statistik weist grosse Fehlerquellen auf, weil man, wenn der knöcherne Ring nur fast ganz, nicht völlig, geschlossen ist, nie genau wissen kann, ob das fehlende Stück nachträglich herausgebrochen ist oder überhaupt nicht knöchern angelegt war (vgl. Taf. IV, Fig. 4).

## Foramen Civinini und Foramen crotaphiticum.

Anzahl der beob- achteten Schädel- hälften	Bezeichnung	For. Civinini				For. crotaphiticum			
		ganz oder fast ganz knöchern		nur ganz knö- chern		ganz oder fast ganz knöchern		nur ganz knö- chern	
		Fälle	%			Fälle	%		
32	Tiroler	4	12,5	1		2	6,2	1	
234	†Deutsche			5					
108	†Franzosen			5					
326	Aino			9					
56	Mongolen	7	12,5	2		4	7,1	0	
42	Malayen	3	7,1	0		2	4,7	0	
150	Kongoneger	5	3,3	2		6	3,8	4	
20	Uniamuezi	2	10,0	0		8	40,0	0	
32	Momvu	4	12,5	0		6	18,7	0	
28	Buschmänner, Hottentotten	3	10,7	1		5	17,8	3	
10	Kaffern	2	20,0	0		2	20,0	0	
56	Bongo	4	7,1	1		8	14,2	4	
34	Schilluk	2	5,8	0		3	8,8	0	
54	Ägyptische Mumien	3	5,5	0		8	14,8	3	
66	†Ägyptische Mumien			5					
60	Dschagga			0					
150	Peruaner	39	26,0	4		22	14,6	5	
34	Mexikaner	6	17,6	0		11	32,3	0	
88	Neu-Britannier, Neu-Irländer	7	17,9	2		13	14,7	5	
26	Australier	4	15,0			8	30,7	0	



§ 11. *Foramina parietalia.*

Die Frage der Foramina parietalia ist eine verwickelte und statistisch schwierig zu bearbeiten. Ohne mich auf die schwebenden Diskussionen über ihre Bedeutung einzulassen — besonders möchte ich auf die von Vitali [45] geäußerte Meinung hinweisen, dass sie mit dem Alter seltener würden — gebe ich hier die Beantwortung der Fragen, die ich mir nach den Rankeschen Untersuchungen [12] gestellt habe. Es musste festgestellt werden, ob das Foramen parietale beiderseits vorhanden war, oder nur rechts oder links, oder ob es als ein Foramen impar in der Sagittalnaht lag, oder ob rechts, in der Mitte und links eines vorhanden war (wobei die Fälle mitgerechnet sind, wo eines der beiden seitlichen fehlte), oder schliesslich ob die Foramina parietalia überhaupt fehlten. Ich notierte noch besonders, ob die Foramina gross oder klein waren, habe dies aber in die Tabelle nicht aufgenommen. Fälle, in denen das Foramen durch einen feinen Spalt mit der Sagittalnaht in Verbindung stand — wie Ranke sie erwähnt —, habe ich nicht verzeichnet. Man findet bei Le Double Zusammenstellungen verschiedener Statistiken über das Vorkommen der Foramina bei Weissen; ausserdem gibt er einige Resultate von Untersuchungen über ihr Fehlen bei Farbigen, ohne die genauen Citate zu bringen (Neger von Tehuelches durch Augier, Melanesier durch Giuffrida-Ruggeri, Australier durch Le Double untersucht). Ich nehme diese und die von Ranke [12, S. 68—73] erhaltenen Resultate mit in die Tabelle auf, indem ich erstere mit einem † bezeichne und Rankes Zahlen (durch einen \* gekennzeichnet) der Tabelle unten anfüge.

## Foramina parietalia.

Anzahl	Bezeichnung	Beider- seits (2)	Rechts (r)	Links (l)	s impar	$\begin{smallmatrix} (l) + s + (r) \\ 3 \text{ (oder 2)} \end{smallmatrix}$	Fehlt 0
18	Tiroler	5	1	3	—	1	8
28	Mongolen	15	5	1	1	2	4
21	Malayen	7	5	5	—	—	4
10	Uniamuezi	1	3	—	2	—	4
16	Momyu	4	3	2	1	—	6

Anzahl	Bezeichnung	Beider- seits (2)	Rechts (r)	Links (l)	s impar	(l) +s+(r) 3 (oder 2)	Fehlt 0
14	Buschmänner, Hottentotten	10	1	2	—	—	1
5	Kaffern	3	—	1	—	1	—
27	Bongo	13	3	1	1	—	9
17	Schilluk	4	1	3	—	—	9
25	Ägyptische Mumien	8	4	4	—	—	9
72	†Tehuelches						9
75	Peruaner	20	15	8	4	—	28
19	Mexikaner	3	4	1	1	1	9
46	Neu-Britannier, Neu-Irländer	14	10	6	2	3	11
385	†Melanesier						78
13	Australier	3	3	3	1	2	1
22	†Australier						1
100	Münchener *	39%	16%	5%	6%	2%	32%
100	Russen (Gruber) *	27,5%	18,7%	16,8%	0%	1%	36%
50	Orangutan *	2%	10%	4%	22%	0%	62%
70	Hylobates *	3%	6%	0%	6%	0%	85%
27	Papuas und Australier *	33%					3
21	Massai und Neger *	70%					2
?	Amerikanische Indianer *						28%

### § 12. Visière frontale.

Dieser Le Double entnommene Ausdruck ist wohl die passendste Bezeichnung für jenes „opernguckerartige“<sup>1)</sup> Hervortreten des Supra-orbitaltheiles der Stirnschuppe, wie es sich bei Affen, beim Pithecanthropus, beim Neanderthaler etc. findet.

„Les arcades sourcilières, réunies entre elles au niveau de la glabelle, peuvent former avec celle-ci, au-dessus du nez et des yeux, une saillie très prononcée, inclinée en bas, à laquelle on donne le nom de visière frontale.“ Aber es ist nicht immer leicht zu entscheiden, in Grenzfällen, ob man den betreffenden Fall noch dazu rechnen soll oder nicht. Ich habe die dachartig vorragende Supra-orbitalregion angetroffen: 2mal bei den 17 Tirolern, 8mal bei den 93 Kongonägern, 1mal, und zwar äusserst typisch, bei einem der 14 Buschmänner und Hottentotten, 1mal bei 27 ägyptischen Mumien, 3mal bei 78 Peruanern, 1mal bei 13 Australiern und nicht weniger als 12mal bei 53 Neu-Britanniern und Neu-Irländern. Ich befinde

<sup>1)</sup> R. Virchow.

mich da in Übereinstimmung mit Le Double, dessen Beobachtungen ich damals noch nicht kannte, wenn er sagt: „C'est, du moins autant que j'ai pu en juger sur les crânes de la Société d'anthropologie de Paris, chez les Australiens qu'elle acquiert actuellement son maximum de procidence.“

Ich habe auch Notizen über die Ausbildung der Augenbrauenwülste gemacht; es ist zwar misslich, weil sich bestimmte Grenzen nicht ziehen lassen, die Rubriken: stark, mässig und schwach entwickelt, auszufüllen; auch kommt dazu, dass, wie ich auch in meinen Untersuchungen über die Geschlechtsunterschiede [3, S. 59 und 60] bestätigen konnte, hierin zugleich ein Geschlechtscharakter zu suchen ist: doch scheint es mir, dass ausserdem auch Rassenunterschiede vorliegen. Meine Zahlen zu geben, verlohnt noch nicht.

### § 13. Nasenbildung.

Sehr interessante Abweichungen der Nasenbildung sind beim Menschen beschrieben worden. Virchow hat [17] zuerst auf die nach ihm bei Malayen häufige echte Katarrhinie aufmerksam gemacht, die schmalen Nasen mit einer sehr geringen Entwicklung der Nasenbeine. Ich habe, der Definition von Ranke ([11] S. 168) folgend, nur diejenige Bildung der Nasenbeine als echte Katarrhinie verzeichnet, „bei welchen diese in eine gemeinsame Spitze an oder unter der Nasenstirnmaht endigen“. Als eine andere bemerkenswerte Nasenform beschreibt Ranke [11, S. 171] die Hylobates-Nase: „Die Nasenbeine liegen fast vollkommen flach zwischen den Stirnfortsätzen des Oberkiefers . . . . Anstatt aber wie bei der Orang-Nase gegen das Stirnbein hin spitz zu enden, verschmälern sie sich gegen oben nur relativ wenig und schneiden mit einem geraden breiten oberen Endrand gegen das Stirnbein ab, sie erscheinen sonach als eine gegen oben wenig verschmälerte viereckige Knochenplatte“. Wiedersheim [20] weist darauf hin, dass Verschmelzung der Nasenbeine untereinander, wie sie bei Affen in der Regel meist schon in früher Jugend eintrete, eine atavistische Erscheinung sei, und so habe ich sie gleichfalls verzeichnet, aber nur, wenn die übrigen Schädelnähte noch nicht verknöchert waren. Schliesslich habe ich noch darauf geachtet, ob die

Grösse und Form der Nasenbeine den Eindruck der Verkümmernug hervorriefen.

### Nasenbildung.

Anzahl	Bezeichnung	Vereinigung der Nasenbeine		Verkümme- rung der Nasenbeine		Orang- ähnlich		Hyo- bates- ähnlich
		Fälle	%	Fälle	%	Fälle	%	
1493	Altbayern (Ranke)	—	—	—	1,3	—	0,13	0,8%
16	Tiroler	—	—	—	—	—	—	—
28	Mongolen	—	—	1	3,5	—	—	—
38	Wedda (Sarasin)	—	—	—	—	1	—	—
10	Uniamuezi	1	10,0	2	20,0	—	—	—
16	Momvu	—	—	—	—	—	—	—
13	Buschmänner, Hottent.	4	30,7	—	—	5	38,4	3
4	Kaffern	1 z. T.	—	—	—	—	—	—
27	Bongo	1	3,7	3	11,1	1	3,7	—
17	Schilluk	—	—	—	—	—	—	—
27	Ägyptische Mumien	—	—	—	—	—	—	—
72	Peruaner	3	4,1	—	—	—	—	—
19	Mexikaner	—	—	—	—	—	—	—
45	Neu-Britann., Neu-Irland.	5	11,1	3	6,9	—	—	1
13	Australier	—	—	—	—	—	—	—

Einen typischen Fall von echter Katarrhinie im Virchowschen und Rankeschen Sinne, der überdies die Verkümmernug und die knöcherne Vereinigung der Nasenbeine zeigt, bilde ich hier ab (s. Taf. IV, Fig. 1).

Die „Katarrhinie“ wird übrigens in ihrem phylogenetischen Wert verschieden beurteilt. Bei Sarasin heisst es [14, S. 253]:

„Wir sind daher der Ansicht, dass der Orang die Verkümmernug der Nasenbeine, wie so viele andere Eigentümlichkeiten, welche ihn auszeichnen, selbständig erworben habe, und dass dieselbe nicht eine Durchgangsform für den Menschen bedeute. Darum glauben wir auch, dass wo eine ähnliche Reduktion beim Menschen zur Seltenheit eintritt, sie keine phylogenetische Bedeutung hat, sondern eine pathologische Erscheinung ist. Es scheint uns dies dadurch sicher gestellt, dass die Reduktion bis zum völligen Schwunde der Nasenbeine führen kann . . . Einem totalen Fehlen der Nasenbeine aber wird gewiss niemand phylogenetische Bedeutung zuschreiben.“

Dem scheint doch so zu sein, wie mir aus einer Bemerkung von Wiedersheim [20, S. 66] hervorzugehen scheint, welche besagt: „Die im Bereich der Ossa nasalia sich abspielenden regressiven Prozesse können in der Affenreihe sogar zum völligen Verlust der Ossa nasalia führen.“



Ich bedauere übrigens, auf die sanduhrförmige Gestaltung der Nasenbeine, die Sarasin als charakteristisch für die Wedda-Nase beschreibt, bisher nicht geachtet zu haben.

Einige Fälle kleiner Schaltknochen wurden notiert, aber hier nicht verwertet.

#### § 14. *Fossae praenasales.*

Leider habe ich bisher nur die bei uns in Deutschland gewöhnlich als Fossa praenasalis bezeichnete Grube berücksichtigt, die begrenzt wird durch zweilippige Teilung des unteren vorderen Nasenrandes und vertikal gestellt ist; dagegen habe ich die übrigen Formen, welche von Topinard [47], Mingazzini [46], Zuckerlandl [48] beschrieben wurden, bisher nicht beachtet. Ranke hat [11, S. 172] bereits nachgewiesen, dass die Fossae praenasales kein inferiores Merkmal sind, und ich gewinne aus meinen bisherigen Zahlen auch nicht den Eindruck, als ob ein Rassencharakter vorliegt. Bei Fortsetzung dieser Statistik wird es nötig sein, folgende vier Formen nach Topinard und Mingazzini zu berücksichtigen: 1. *Forma anthropina*, die beim Europäer klassische Form, wo die Nasenhöhle vorn durch eine scharfe Crista begrenzt wird; 2. *Forma infantilis*, Abstumpfung dieser scharfen Begrenzung; 3. *Fossa praenasalis*, Plattform an Stelle der vorderen scharfen Begrenzung; Teilung der letzteren in zwei vertikale Lippen; 4. *Gouttière simienne* (Topinard); *Fossa innasalis* (Volz); hier „schliessen sich die Ränder der Apertura an der Spina nasalis wieder zusammen, indem sie cristenartig in bogenförmigem Verlauf auf den Alveolarfortsatz des Oberkiefers mehr oder weniger weit vortretend, auf dem Grunde der Nasenöffnung beiderseits eine Grube bilden“ [18, S. 114]. Unter 49 Schädeln von der Oster-Insel fand Volz die Fossa praenasalis 21 mal, die Fossa innasalis 22 mal.

#### § 15. *Tränenbein und Siebbein.*

Eine ziemlich grosse Reihe von Untersuchungen ist angestellt über den phylogenetischen, z. T. auch über den ethnischen Wert der verschiedenen Bildungen, die man zuweilen an der medialen Wand der Augenhöhlenwand beobachten kann. Ich verweise besonders auf

die Arbeiten von Macalister [49], Thomson [50] und Zabel [51]. Ersterer hat eine sehr ins Einzelne gehende Einteilung gegeben, die schon Thomson, der sich ihm im allgemeinen anschliesst, etwas eingeschränkt hat. Ich bin mit folgendem Schema überall ausgekommen: 1. Hamulus vorspringend, so dass er bis in die Gesichtsfäche hineinreicht (s. Taf. IV, Fig. 3); 2. Hamulus fehlt; 3. Tränenbein fehlt (s. Taf. IV, Fig. 2); 4. Tränenbein verkümmert; 5. Tränenbein quer geteilt; 6. Nahtknochen am Tränenbein; 7. Lamina papyracea durch eine oder mehrere Nähte geteilt. Dazu kommt ein Fall von Ossiculum hamuli. — Sind schon meine Zahlen bisher an sich nicht gross, so ist dies um so mehr hier der Fall, da sehr oft die betreffenden Partien des Schädels zerstört sind. Ich begnüge mich deshalb damit, meine Einteilung angegeben zu haben.

#### § 16. *Os malare bipartitum.*

Auch hierüber existiert eine ganze Literatur für sich, die zu bekannt ist, als dass ich sie hier anzuführen brauchte, um so weniger, als ich nur einen einzigen Fall gesehen habe, der einen Japaner-Schädel betrifft und doppelseitig ist. An einem Lappen-Schädel unserer Sammlung ist die Teilung rechts auf der hinteren Fläche noch durchgehend, vorn erkennt man nur die Spuren; eine fast ganz erhaltene Teilung findet sich noch bei einem zweiten Lappen-Schädel, einem Juden-Schädel, einem Buschmann, einem alten Peruaner. Die „vordere Ritze“ findet sich bei einem Lappen, zwei Chinesen, einem Siamesen, zwei alten Mexikanern. Die hintere Ritze fand sich, jeder Schädel, als aus zwei Hälften bestehend, doppelt gerechnet, bei

36 Tiroler-	Schädelhälften	3 mal	=	8,3 Proz.
10 Finnen-	„	1 „	=	10,0 „
14 Lappen-	„	3 „	=	2,1 „
34 Chinesen-	„	13 „	=	38,2 „
4 Aino-	„	4 „	=	100 „
42 Malayen-	„	2 „	=	4,7 „
30 Momvu-	„	3 „	=	10,0 „
28 Buschm., Hott.-	„	9 „	=	32,1 „
56 Bongo-	„	7 „	=	12,5 „
34 Schilluk-	„	1 „	=	2,9 „

10 Dinka-	Schädelhälften	4 mal	= 40,0 Proz.
53 Ägypt. Mumien-	„	6 „	= 11,3 „
8 Guanache-	„	4 „	= 50,0 „
147 Peruaner-	„	24 „	= 16,3 „
38 Mexikaner-	„	10 „	= 26,3 „
94 Neu-Brit., Neu-Irl.-	„	3 „	= 3,1 „
26 Australier-	„	1 „	= 3,8 „

Ganz besonders interessant erschien mir das freilich sehr seltene Vorkommen einer „hinteren oberen Ritze“, das ich bei je einem Guanache, Peruaner und Neu-Britannier konstatieren konnte; den letzteren Fall bilde ich hier ab (Taf. IV, Fig. 6). Es handelt sich hier offenbar noch um einen dritten Bestandteil, der zuweilen eine gewisse Selbständigkeit erlangen kann, wie ja auch z. B. von Riccardi [57] und Giuffrida-Ruggeri [54] ein Os zygomaticum tripartitum beschrieben worden ist. Wenn Matiegka [56] die auch von Virchow [58] verfochtene ethnologische Bedeutung des „Os japonicum“, das neuerdings von Bälz [52] als „Os ainoicum“ in Anspruch genommen ist, leugnet, so muss doch gesagt werden, dass seine geographisch-klimatische Erklärung des Zustandekommens dieser Bildung auch noch nicht als genügend gesichert erscheinen kann. Um aber über die ethnische Bedeutung eines so seltenen Vorkommnisses ein Urteil zu gewinnen, dazu wird allerdings ein Material nötig sein, wie wir es vielleicht nie besitzen werden. Es erscheint mir aber nicht undenkbar, dass das Vorkommen der sog. „Ritzen“, besonders der hinteren, die ja viel häufiger sind, ein Hilfsmittel zur Entscheidung dieser Frage werden könnte. Deshalb halte ich es für wichtig, auch diese Bildungen genau zu verzeichnen.

### § 17. Zwischenkiefer.

„Nur in äusserst seltenen Fällen,“ sagt Wiedersheim [20, S. 67], — „und diese betreffen dann in der Regel niedere Menschenrassen (Neger, Australneger) — bleibt er, bei sonst normalen Schädeln, in seinem *ganzen* Umfang auch in späteren Jahren noch *getrennt*.“ Ich habe nur ganz wenige Fälle bisher gesehen und habe noch zu wenig Material von „höheren“ Rassen, um darüber urteilen zu können. Dem-

gegenüber steht aber eine Angabe von Roujou [60, S. 171], der bei modernen Schädeln (Département Puy de Dôme) häufiges Erhaltenbleiben des Intermaxillare bei über 40 Jahre alten Menschen konstatierte; und Broca bemerkt [59]: „On trouve à tous les ages et dans toutes les races des exemples de la persistance de la fissure incisive palatine. Lorsqu'elle n'a pas disparu dans les premières années, elle ne disparaît plus.“

### § 18. Gaumenbildung.

Es wurden nach bestimmten Grundsätzen die verschiedenen Formen des Torus palatinus und seiner Andeutungen, der Spina nas. post. und der Verlaufsrichtung der Sut. pal. transv. verzeichnet. Da aber seit langem eine Untersuchung dieser Fragen in unserem Institut im Gange ist, so verzichte ich vorläufig hier auf die Wiedergabe meiner Notizen.

### § 19. Grösse der Molaren.

Als ein pithecoïdes Merkmal des menschlichen Gebisses gilt, wie ich glaube mit Recht, jenes Verhalten der Molaren, bei dem diese von vorn nach hinten zu immer grösser werden oder doch untereinander gleich gross bleiben, während doch normalerweise die ersten Backzähne die grössten zu sein pflegen.

Ich fand den dritten Molaren am grössten bei je einem Loangoneger, Ogoweneger, Uniamuezi, Mexikaner, Chatham-Insulaner und bei zwei Neu-Britanniern.

Eine gleiche Grösse der drei Molaren fand ich:

bei 14 Tirolern . . . . .	0 mal	
„ 16 Chinesen . . . . .	0 „	
„ 25 Mongolen . . . . .	2 „	= 8 Proz.
„ 19 Malayen . . . . .	6 „	= 31,5 „
„ 42 Loango . . . . .	9 „	= 21,4 „
„ 22 Ogowe . . . . .	2 „	
„ 9 Chinchoxo . . . . .	2 „	
„ 2 Kóngo . . . . .	1 „	
„ 10 Uniamuezi . . . . .	1 „	= 10 „
„ 12 Momvu . . . . .	2 „	= 16,6 „
„ 12 Buschm., Hottent. . . . .	1 „	= 8,3 „



bei 5 Kaffern . . . . .	3 mal = 60	Proz.
„ 26 Bongo . . . . .	5 „ = 19,2	„
„ 25 Ägypt. Mumien . . . .	3 „ = 12	„
„ 57 Peruanern . . . . .	7 „ = 12,2	„
„ 15 Mexikanern . . . . .	2 „ = 13,3	„
„ 41 Neu-Brit. u. -Irländern	9 „ = 21,9	„
„ 10 Australiern . . . . .	1 „ = 10	„

### § 20. *Dritter Molar.*

Darwins Vermutung, dass der Weisheitszahn bei den höheren Rassen im Schwinden begriffen sei [61], erfuhr bekanntlich durch Mantegazzas grosse Untersuchung [62] eine Nachprüfung; er entschied sich für die Richtigkeit dieses Satzes. Sein Material bestand in 277 Schädeln verschiedener „niederer“ Rassen, in 128 „Cranii antichissimi“ (Etrusker, Römer, Phönizier, Ägypter, Peruaner usw.) und in 844 modernen Schädeln „höherer“ Rassen. Seine Tabellen sind so angelegt, dass hinter jedem Schädel in zwei Hauptabteilungen die Angaben für den Oberkiefer und z. T. für den Unterkiefer eingetragen werden können; jede dieser Hauptabteilungen zerfällt in drei Unterabteilungen; in die erste werden die normalen Fälle eingezeichnet (normales Vorhandensein des einen oder beider Weisheitszähne); in die zweite Rubrik kommen die Fälle, wo der eine oder beide Weisheitszähne fehlen, weil sie nicht zum Durchbruch gekommen sind; in der letzten Abteilung endlich sind diejenigen Fälle notiert, in denen ein oder beide Weisheitszähne vorzeitig verloren gegangen sind durch Ausziehen oder durch Ausfallen während des Lebens („caduto prematuramente“). Scharf hiervon unterschieden werden diejenigen Fälle, wo der Weisheitszahn fehlt, weil er postmortal verloren gegangen ist; die Alveole lässt ja dann noch erkennen, dass er vorhanden war, und so sind diese Fälle gleichfalls, aber besonders bezeichnet („rappresentato dall'alveolo“), in der ersten Rubrik untergebracht.

*Es sind also ganz scharf die verschiedenen Ursachen, die ein Fehlen des Zahnes im skelettierten Schädel bewirken können, auseinandergehalten.*

Ausserdem werden noch andere Eigenschaften, wie z. B. die An-

zahl der Wurzeln, mit berücksichtigt: davon soll hier nicht die Rede sein.

Bei dem grundlegenden Wert aber, der meiner Meinung nach der Untersuchung des berühmten italienischen Gelehrten zukommt, will ich einige seiner Resultate hier in deutscher Sprache anführen:

1. Bei den niederen Rassen fehlt der Weisheitszahn sehr viel seltener als bei den höheren; bei ersteren nur in 19,86 %<sub>0</sub>, bei letzteren in 42,42 %<sub>0</sub>.

2. Atrophie des Weisheitszahnes (wie es scheint, ist seine schwache Ausbildung gemeint: Hypoplasie) ist bei den höheren Rassen seltener als bei den niederen; bei ersteren in 10,90 %<sub>0</sub>, bei letzteren in 20,58 %<sub>0</sub>.

3. Ektopie des Weisheitszahnes (gemeint ist die so häufige Schiefstellung, wenn der Zahn nicht mehr recht Platz im Zahnbogen hat) kommt überall ziemlich gleich häufig vor (2,01 %<sub>0</sub> bei höheren, 1,80 %<sub>0</sub> bei niederen Rassen).

4. Ebenso vorzeitiger Ausfall (7,22 %<sub>0</sub> bei niederen, 7,58 %<sub>0</sub> bei höheren Rassen).

Bei dieser Berechnung sind sowohl Schädel mit als solche ohne Unterkiefer verwendet.

Dies habe ich nun nicht getan, da ich nur *ganze* Gebisse berücksichtigte; ich habe aber infolgedessen auch bisher nur ein sehr geringes Material sammeln können.

Ich habe die drei Hauptabteilungen gemacht: Vorhanden, Fehlend, In Reduktion begriffen. Unter „Vorhanden“ sind auch die Fälle verzeichnet, wo zwar der Zahn selbst nicht mehr im Kiefer steckte, seine Alveole aber erkennen liess, dass er entweder während des Lebens oder postmortal verloren gegangen, jedenfalls also einmal zum Durchbruch gekommen war. Unter „Fehlend“ sind nur diejenigen Fälle notiert, wo er nie zum Durchbruch gekommen war. Unter „Reduktion“ habe ich diejenigen Schädel verzeichnet, bei denen der Zahn entweder nicht völlig durchgebrochen war, trotzdem der Durchbruch ihrem Alter nach hätte vollendet sein können, oder der Weisheitszahn klein („Atrophia“, Mantegazza) bzw. schief gestellt ist („Ectopia“, Mantegazza).

Nun können sich aber, und das erschwert die Statistik ganz ausserordentlich, die Weisheitszähne desselben Gebisses verschieden verhalten. Ich habe also jede der drei Hauptabteilungen wieder in drei Unterabteilungen zerlegt, welche angeben, ob die betreffende Charakteristik nur für den Oberkiefer oder nur für den Unterkiefer oder für das gesamte Gebiss zutrifft.

Mein geringes Zahlenmaterial folgt nunmehr:

Häufigkeit des Weisheitszahnes.

Anzahl	Bezeichnung	Reduktion			Fehlend			Vorhanden		
		oben	unten	überall	oben	unten	überall	oben	unten	überall
10	Chinesen	—	1	—	3	1	4	1	2	2
16	Mongolen	1	1	—	4	2	4	1	3	6
19	Malayen	—	2	—	1	—	1	2	1	15
15	Loango	—	—	—	—	2	—	2	—	13
26	Kongogebiet	—	—	—	1	3	—	3	1	22
3	Uniamuezi	—	—	—	—	—	—	—	—	3
5	Momvu	—	—	—	—	—	—	—	—	5
10	Buschmänner, Hottentotten	1	—	3	—	—	—	—	1	6
5	Kaffern	—	—	—	—	—	—	—	—	5
19	Bongo	—	—	1	—	—	1	—	—	17
13	Ägyptische Mumien	—	1	—	—	1	—	2	—	11
8	Mexikaner	—	2	2	2	1	—	2	1	2
2	Neu-Britannier, Neu-Irländer	1	—	—	—	1	—	2	—	—
7	Australier	—	—	1	—	—	—	—	—	6

Diese Tabelle spricht wenigstens nicht gegen Mantegazza. Anhangsweise will ich bemerken, dass ich bei diesem und den übrigen Molaren auch die Anzahl der Schmelzhöcker notiert habe; doch ist die Statistik hier womöglich noch verwickelter. Ich behalte mir vor, meine Zahlen später mitzuteilen.

### § 21. Zahnanomalien.

Zahnanomalien der verschiedensten Art habe ich eine ganze Reihe gesehen. Ich habe zwar alles genau notiert, kann aber von der Mittheilung dieser Notizen hier um so mehr absehen, als Magitot, wohl der beste Kenner der Zahnanomalien, der in seinem Werke [63] auch die verschiedenen Rassen berücksichtigt, wie er selbst [64, S. 258]

sagt, zu dem Schluss gekommen ist: „Il m'a paru résulter de mes observations que les anomalies diverses n'étaient pas moins fréquentes dans les races actuelles que dans les races préhistoriques et dans les races inférieures...“

### § 22. *Kinnbildung.*

Die Bedeutung, die der Ausbildung des Kinnes beigelegt wird, ist aus den Diskussionen über Funde wie der Kiefer von La Naulette zur Genüge bekannt. Ich fand die schwächste Ausbildung der Kinngegend, so dass ein eigentliches Kinn nicht mehr vorhanden war, bei einem Loangoneger und einem Schädel von der Insel Luzon; auch bei 2 Kaffern, 1 Kruneger, 1 Loangoneger, 1 Uniamuezi, 1 Buschmann, 1 Hottentotten, 1 Neu-Britannier, 1 ägyptischen Mumien Schädel war die Ausbildung des Kinnes fast = Null. Interessant war mir, auch bei dem Schädel einer Russin, also bei einem solchen „höherer“ Rasse nach der landläufigen Ansicht, dasselbe Verhalten konstatieren zu müssen.

### § 23. *Spina mentalis interna.*

Wesentlich mit Rücksicht darauf, dass nach Walkhoff [66 und 67] bei den ältesten menschlichen Unterkiefern die Spina oft vermisst wird, habe ich auf das Vorhandensein oder Fehlen derselben bei Rassenschädeln besonders geachtet. Nach meinen Beobachtungen kann die Spina stark oder nur als Tuberositas entwickelt sein, oder gänzlich fehlen; in letzterem Falle kann sich sogar an ihrer Stelle, wie bei Affen, eine Grube finden. Nach Topinard [65, S. 423]: „le type de la surface génienne des anthropoïdes est tout différent, l'apophyse génie inférieure est plus souvent très accusée, les apophyses génie supérieures sont remplacées par une fosse profonde qui s'éloigne prodigieusement de toutes les variantes de détail qui peuvent fortuitement se trouver rassemblées d'une façon minuscule chez l'homme. Donc, nous rayons au point de vue anatomique l'absence des apophyses génie du nombre des caractères simiens...“ Dass aber die Entwicklung der Spina mentalis einen Rückschluss auf die Fähigkeit zu sprechen zulasse, weist Topinard zurück durch den Hinweis, dass



von den Zungenmuskeln nur allein der Genioglossus hier ansetzt und dass die Zungenmuskeln überhaupt doch auch noch andere Aufgaben haben, als das artikulierte Sprechen zu bewirken. Wir haben ja in letzter Zeit ein Wiederaufleben der Ideen von dem Zusammenhang zwischen Sprechvermögen und Entwicklung des Genioglossus erlebt, und es ist zweckmässig, sich dieser einfachen und schlagenden Einwürfe Topinards zu erinnern.

Ich habe auch verzeichnet, ob sich in der Nähe der Spina bezw. Tuberositas bezw. Fossa mentalis ein kleines Gefässloch fand (Walkhoff l. c.), und ob es einfach oder mehrfach vorhanden war, ob es oberhalb, in oder unter der Spina vorkam; ich bin bis jetzt nicht überzeugt, dass es sich hier um Bildungen von rassenanatomischem Interesse handelt.

Anders ist es schon mit dem Vorkommen der Fossa mentalis interna, statt der Spina, bezw. der schwachen Ausbildung der letzteren.

Ich fand die Spina schwach, als Tuberositas entwickelt, bei: 1 Uniamuezi, 2 Momvu, 3 Bongo, 1 Guanche, 1 Mexikaner, 1 Süd-Australier.

Eine Fossa statt der Spina war vorhanden bei 5 Negern der Kongogegend, 1 Buschmann, 1 Hottentotten, 1 alten Peruaner (Truxillo); aber auch bei 3 griechischen Schädeln.

Ausserdem kamen noch eine Reihe von Fällen zur Beobachtung, wo die Spina gänzlich fehlte, aber keine Grubenbildung vorlag; diese betreffen 1 Chinesen, 1 Mexikaner, 1 Süd-Australier, sonst lauter Afrikaner.

#### § 24. *Teilung des Scheitelbeins (und der Schläfenschuppe).*

Ich füge dies noch hinzu, obwohl ich bei unseren Rassenschädeln keinen einzigen Fall gesehen habe, auch nicht in unvollständiger Ausbildung. Die Literatur findet sich vollständig bei Ranke [12] und Schwalbe [68]. Ob genügend Material zusammengebracht werden kann, um diese Bildung auf ihren etwaigen ethnischen Wert hin zu prüfen, erscheint mir sehr fraglich. (Wie ich hier nebenbei erwähnen will, habe ich auch keine Fälle von Teilung der Schläfenschuppe gesehen.)

Schliesslich gebe ich noch eine Übersicht über

*das Vorkommen verschiedener Merkmale nebeneinander bei denselben Völkern.*

Die Prozentzahlen sind natürlich an sich wertlos, da sie auf völlig ungleichem und viel zu kleinem Material beruhen. Ich betone auch hier nochmals, dass, wie überhaupt in meinen Tabellen, so auch hier die Prozentzahl nur ein Mittel sein soll, das bequem und schnell eine vorläufige Übersicht zu gewinnen gestattet. Ich habe nur einige der geprüften Merkmale nebeneinandergestellt, will aber damit durchaus nicht sagen, dass ich nicht andere auch für wertvoll halte. Über die prozentuale Verteilung der Varietäten bei den verschiedenen Rassenschädeln siehe die Tabelle auf S. 182.

Fettgedruckt sind in dieser Tabelle diejenigen Prozentsätze, die als relativ hoch (im Vergleich zu dem Vorkommen derselben Bildung bei anderen Völkern) erscheinen. Ordnet man die Namen in der Reihenfolge, wie sie die meisten fettgedruckten Ziffern aufweisen, so erhält man folgende Anordnung: Buschmänner und Hottentotten, Australier, Mexikaner, Momvu, Mongolen, Chinesen, Bongo, Neu-Britannier, Neu-Irländer, Peruaner, Malayen, Tiroler, Schilluk, Ägypt. Mumien.

Diese Reihenfolge entspricht natürlich vorläufig sicher nicht einem Gesetze. Ich mache diesen Versuch nur, um zu zeigen, wie ich mir am Schluss die Untersuchung der Frage denke, wie man auf eine engere Zusammengehörigkeit gewisser Gruppen schliessen und eine Art Stufenleiter herstellen könnte. Vorläufig entbehren die Prozentberechnungen, auf die sich diese Stufenfolge gründet, noch der Berechtigung.

Anzahl	Bezeichnung	Persist. Stirn- naht	Visiäre front.	Stirnfortsatz d. Schläfenb.	Os Incae verum	Reste	Hint. Font.- Knochen	Tor. occ.	For. hypogl. dopp.	For. par. imp.	For. Civ.	For. erot.	Proc. param.	Nasenbeine verein.	Nasenbeine verkümm.	Praenasalgruben	Hint. Ritze	Molaren gleich	Molaren hinten grösser
18	Tiroler	16,6	16,7	—	—	23,5	5,8	27,7	25,0	—	12,5	6,2	29,4	—	—	—	8,3	—	—
17	Chinesen	5,8	17,6	2,9	—	23,5	11,7	47,0	8,8	5,8	8,8	2,9	52,9	—	—	70,4	38,2	—	—
28	Mongolen	3,5	17,8	3,5	—	28,5	14,2	42,8	16,0	3,5	12,5	7,1	42,8	—	3,5	60,0	—	8,0	—
21	Malayen	—	—	2,3	—	23,8	9,5	19,0	9,5	—	7,1	4,7	9,5	—	9,5	45,0	4,7	31,5	—
47	Loango	2,0	21,2	7,3	2,1	—	6,5	17,7	6,5	—	1,1	7,1	26,2	20,4	11,3	32,6	—	21,4	1,3
93	Kongo	1,0	15,0	9,7	2,0	—	6,5	8,9	5,6	—	3,3	3,8	18,2	10,2	9,0	39,9	—	—	—
16	Momvu	—	37,5	15,0	—	3,1	—	31,2	3,1	6,2	12,5	18,7	12,5	—	—	43,7	10,0	16,6	—
14	Buschmänner. Hottent.	—	21,4	—	7,1	17,8	7,1	—	10,7	—	10,7	17,8	7,6	30,7	30,7	7,1	32,1	8,3	—
28	Bongo	—	14,8	16,0	—	12,5	29,6	3,5	14,2	3,7	7,1	14,2	7,1	3,7	7,4	38,4	12,5	19,2	—
17	Schiluk	—	29,4	5,8	5,8	8,8	11,7	29,4	14,7	—	5,8	8,8	20,0	—	—	17,6	1,0	—	—
27	Ägyptische Mumien	—	—	—	3,7	7,4	7,6	22,2	9,0	—	5,5	14,8	20,0	—	—	7,4	11,3	12,0	—
78	Alte Peruaner	—	10,2	0,6	5,1	—	11,5	31,1	27,9	5,3	26,0	14,6	15,7	4,1	—	12,6	16,3	12,2	—
19	Alte Mexikaner	—	10,5	—	—	21,8	21,0	68,4	8,8	5,2	17,6	32,3	27,7	—	—	21,0	26,3	13,3	6,9
55	Neu-Brit., Neu-Irländer	5,6	13,2	2,0	10,0	20,2	18,0	29,1	5,6	4,3	7,9	14,7	8,8	11,1	6,0	25,0	3,1	21,9	4,8
13	Australier	—	38,4	4,1	—	16,6	7,6	100,0	7,9	7,7	15,0	30,7	15,3	—	—	46,1	3,8	10,0	—

## **Schluss.**

Der Zweck der auf den vorstehenden Blättern gemachten Ausführungen war ein doppelter: Einmal sollten meine Untersuchungen dazu beitragen, die dort berührten Fragen ihrer Lösung näher zu bringen: Ich bin mir wohl bewusst, dass ein verhältnismässig so kleines Material, wie ich es bisher erst untersuchen konnte, nur wenig, im Verhältnis zu der Grösse der damit verbundenen Arbeitsleistung, zur Erfüllung dieser Aufgabe helfen kann; demgemäss habe ich auch gleich auf dem Titelblatt diese Mitteilungen als den Anfang einer grösseren Untersuchungsreihe gekennzeichnet, die, wenn vollendet, dann allerdings wohl wird das Recht für sich in Anspruch nehmen dürfen, an der Entscheidung der zu lösenden Fragen teilzunehmen. Zweitens aber war meine Absicht, und an deren Durchführung lag mir viel mehr als an der Mitteilung meiner bisherigen Resultate, Vorschläge über die Art und Weise, wie man die genannten Fragen lösen könne, zu machen.

Ich habe darauf hingewiesen, dass es für die Anthropologie an der Zeit sein dürfte, sich von der Untersuchung der phylogenetischen Bedeutung der Varietäten, speziell des zugänglichsten Materials, des Schädels, ab- und mehr der Erforschung ihrer ethnischen Beziehungen, der eigentlichen Aufgabe der somatischen Anthropologie, wieder zuzuwenden. Wie ich schon in meinen Untersuchungen über die Grundlagen der anthropologischen Statistik ausgeführt habe, ist unsere Lage durchaus nicht so pessimistisch aufzufassen, wie sie gewöhnlich beurteilt wird. Ich habe zugleich ein Mittel angegeben, um den Wert der grossen Reihen von Messungen, die bisher zur Beantwortung bestimmter Fragen angestellt worden sind, beurteilen zu können. Nachdem ich nun in der von Schwalbe und Pfitzner angegebenen Methode ein Mittel kennen gelernt habe, welches gestattet, auch die



Statistik über Fragen, die sich nicht mittels Messung, sondern nur durch einfache Zählung beantworten lassen — so die hier vorliegende der Schädelvarietäten und ihrer rassenanatomischen Bedeutung —, *vernunftgemäss zu verwenden, bin ich noch mehr wie vorher überzeugt, dass die anthropologischen Fragen sich in befriedigender Weise bearbeiten lassen.*

Allerdings gehört dazu eine sehr grosse Arbeit, und vor allem gemeinsame Arbeit.

Für die Kranimetrie liegt schon eine grossartige gemeinsame Arbeit vor, in Deutschland wenigstens, in dem von Ranke redigierten Katalog der Schädelansammlungen Deutschlands; hierdurch ist jedem Forscher jedes Museum, soweit es bisher in ihm vertreten ist, fast so zugänglich gemacht, als wenn es sein Privatbesitz wäre. Vorangehen musste allerdings die „Frankfurter Verständigung“, nach der man sich einigte, bestimmte Masse in bestimmter Weise zu nehmen, wobei keinem Bearbeiter die Möglichkeit genommen war, noch ausserdem seine eigenen Ideen zur Ausführung zu bringen. Die übrigen Eigenschaften des Schädels aber, ich möchte sagen, die kranioskopischen, um sie so den kranimetrischen gegenüber zu stellen, sind in dieser Verständigung nicht mit inbegriffen. So herrscht in den den Messungen beigefügten Beschreibungen die denkbar grösste Willkür, die jede Benutzung des Kataloges nach dieser Seite hin ausschliesst. Es ist das um so bedauerlicher, als gerade diese Eigenschaften es sind, welche durch die glänzenden Fortschritte der vergleichenden Anatomie unserem Verständnis am nächsten gerückt sind.

*Ich erlaube mir deshalb den Vorschlag zu machen, auch in diesem Punkte eine Einigung anzustreben, und habe versucht, im vorhergehenden einige derjenigen Punkte aus der verwirrenden Menge der beschriebenen Varietäten herauszuheben, die nach dem Urteil und den Untersuchungen erfahrener Forscher und nach wichtigen bereits geleisteten Vorarbeiten für ethnologisch bedeutungsvoll angesehen werden. Ich habe mich aber nicht begnügt, diese Vorschläge nur mitzuteilen, weil erfahrungsgemäss mit solchen Vorschlägen allein nichts erreicht wird, wenn nicht einmal ein Anfang mit ihrer Durchführung gemacht wird. Ich wollte zeigen, dass sich auch die Ausführung derselben ver-*

wirklichen lässt, wenn auch nicht ohne Mühe; und ich bin fest entschlossen, falls ich keine Beistimmung und Mithilfe finden sollte, allein die weitere Ausarbeitung so weit zu führen, wie die schwache Kraft eines einzelnen reicht. Ich lege besonderen Wert darauf, eine grosse Reihe von sog. „niederer“ Merkmalen *nebeneinander* zu untersuchen, weil ich überzeugt bin, dass sich, wenn diese Merkmale überhaupt irgend eine ethnische Bedeutung haben, dann Häufungen derselben bei verwandten Formen finden müssen: und hierin läge eine Art von Kontrolle auch für diejenigen, den die anderen Methoden der Kontrollierung unserer Zählungen und Messungen nicht überzeugen. Ein solcher wird sich kaum eines Gefühles des Unbehagens erwehren, wenn er erfährt, auf Grund irgend einer Statistik fand sich das Merkmal *A* bei der einen Rasse  $x$ mal, bei der andern viel öfter; es wird ihn jeder daraus gezogene Schluss wenig überzeugen, weil andere Statistiken denkbar sind, die vielleicht zu anderen Resultaten führen; hört man aber, dass sich auf Grund der vergleichenden Anatomie als *Theromorphien* aufzufassende Eigenschaften in grosser Häufung bei der einen, selten bei der anderen Rasse finden, während bei dieser progressive Merkmale häufiger sind, so wirkt das viel überzeugender, weil durch dies *Nebeneinander* das Walten eines Zufalls unwahrscheinlich wird. Wie gesagt, glaube ich aber, dass in der von Schwalbe und Pfitzner angegebenen Methode der Varietätenstatistik ein Mittel liegt, um wirklich ebenso sichere Resultate zu erhalten wie die anderen Naturwissenschaften. Ich bin überzeugt, wir werden entscheiden können, ob es „niedere“ und „höhere“ Rassen gibt, und wir werden auch verwandtschaftliche Beziehungen der Rassen untereinander aufdecken können. Den einen Fehler werden wir vermeiden müssen, eine Rasse nur wegen der Höhe, die augenblicklich ihre Kultur erlangt hat, für eine „hohe“, eine andere für eine „niedere“ zu halten, um dann bei der einen eher geneigt zu sein, gewisse Merkmale als vorhanden anzuerkennen, als bei der anderen: mit der Kultur hat die anatomische Stellung der Rassen sicher ebensowenig zu tun, wie die Fähigkeit mancher Säugetiere zu schwimmen oder zu fliegen mit ihrer Verwandtschaft zur Urform der Mammalien. Und es liegt doch die Entscheidung über die Gestalt des menschlichen Stammbaumes sicher auf demselben Wege wie die über die verwandt-

schaftliche Stellung der Säugetiere untereinander und zu ihrer Stammform.

So schauen wir, wie der Mikroskopiker mit seinem Instrument die im Verhältnis zu unserer Umgebung, zu Zeit und Raum, wie sie für unser Leben die gewöhnlichen sind, kleinsten Vorgänge und Gesetze erkennt, mit unseren Mitteln in eine Welt, in der die Dinge und die Zeiträume ungeheuerere, Vorgänge und Gesetze die gleichen sind: beide Wege aber, der des Mikroskopikers sowohl wie der der Anthropologie, haben sich abgezweigt von derselben Disziplin, der anatomischen Forschung, die mit zwingender Notwendigkeit sich nach diesen beiden Seiten hin entwickeln musste. Und daraus leitete ich mir die Berechtigung her, diese Zeilen, obwohl rein anthropologischen Inhalts, einem Manne darzubringen, der sein Lebenlang stets beide Disziplinen vertreten und um manche wertvolle Erkenntnis bereichert hat.

---

### Anhang.

#### *Mein Schema zur Aufnahme der Varietäten des Schädels.*

Es wurden folgende Fragen beantwortet:

1. Wo beginnen die Nähte zu verstreichen? (vorn? hinten? vorn und hinten? noch gar nicht?)
2. Existiert persistierende Stirnnaht? Oder Reste derselben? Wie lang ist der erhaltene Rest? Oder existiert ein Torus sagittalis ossis frontis?
3. Knochen der grossen Fontanelle?
4. Schaltknochen der vorderen Seitenfontanelle? (links, rechts, beiderseits?) Wie viele? Processus frontalis oss. temp.? Proc. temporalis ossis frontis? Stenokrotaphie? (Trennung von Stirn- und Schläfenbein in einer nur 5 mm oder weniger betragenden Linie.)
5. Os Incae? Welche Abart? Reste der Sut. mendosa?
6. Knochen der kleinen Fontanelle? Spitzen- oder Schaltknochen?
7. Torus bezw. Crista occipitalis? Andeutungen?
8. Doppeltes Foramen hypoglossi? (rechts, links, beiderseits.)

9. Condylus tertius? Fossa? Exostosen? (Zeichnung!)
10. Os parietale (temporale) bipartitum?
11. Foramina parietalia? (fehlend, rechts, links, impar. rechts + links + impar.) Falls klein, in Klammern gesetzt.
12. Foramen Civinini? (rechts, links, beiderseits.) Falls fast ganz knöchern umrandet, in Klammern.
13. Foramen crotaphiticum? (ebenso.)
14. Processus paramastoideus? (rechts, links, beiderseits.)
15. Nasenbeine? (vereinigt, verkümmert, katarrhin, sehr breit.)
16. Praenasalgruben?
17. Visière frontale?
18. Supraorbitalwülste? (stark, mässig, fehlend.)
19. Tränenbeine? (Hamulus vorspringend, Tränenbein fehlt, ist verkümmert, ist quergeteilt, Schaltknochen.)
20. Lamina papyracea geteilt?
21. Os incisivum? (selbständig, Reste der Naht?)
22. Spina nasalis posterior.
23. Sutura pal. transversa.
24. Torus palatinus; für 22—24 vergleiche wegen der Fragen das S. 175, § 18 Gesagte.
25. Os zygomaticum? (geteilt, vordere, hintere, obere Ritze, rechts, links, beiderseits, wie lang?)
26. Arcus retrojugalis?
27. Molaren gleich gross? hinten grösser?  $\frac{\text{oben?}}{\text{unten?}}$
28. Fünf Höcker vorhanden?  $\frac{M_1 M_2 M_3}{\bar{M}_1 \bar{M}_2 \bar{M}_3}$
29. Dritter Molar vorhanden oder vorhanden gewesen; wenn rudimentär, in Klammern; fehlt;  $\frac{\text{oben?}}{\text{unten?}}$
30. Vierter Molar?
31. Dritter Praemolar?
32. Schneidezähne?
33. Sonstige Anomalien des Gebisses? (Zeichnung!)
34. Spina mentalis? Tuberositas? Fossa?
35. Gefässloch darüber, darin, darunter?



36. Kinn? vorhanden, schwach, fast fehlend?

37. Sonstige bemerkenswerte Bildungen (z. B. Canalis cranio-pharyngeus)?

Ich gebe natürlich gern zu, dass noch manche wichtige Frage fehlt, z. B. die nach einer „Fossette vermienne“ u. a. Aber Vorstehendes soll ja auch nur erst ein Versuch sein, der seinen Zweck vollständig erreicht haben würde, wenn er wirklich dazu beitragen sollte, auch andere von der Notwendigkeit einer einheitlichen Handhabung der Schädelbeschreibungen zu überzeugen.

---

## Literaturverzeichnis.

---

Da ich nicht die Absicht habe, eine Bibliographie zu liefern, so gebe ich im folgenden nur die Titel derjenigen Schriften, die sich vorzugsweise mit der ethnischen, weniger mit der phylogenetischen Bedeutung der Varietäten beschäftigen, wenngleich einige der letzteren aus besonderen Gründen auch mit aufgezählt wurden. Wie ich schon sagte, beträgt meine Sammlung der Titel von Arbeiten, die die Varietäten des Schädels überhaupt behandeln, bereits mehrere Hundert, und es war mir deshalb auch nicht möglich, *alle* an Rassenschädeln angestellten Untersuchungen zu berücksichtigen; ich habe nur diejenigen ausgewählt, die mir für meine Zwecke besonders geeignet schienen, — ohne über die, welche bisher nicht benutzt werden konnten, damit ein Urteil aussprechen zu wollen. Für die andern bei Le Double behandelten Schädelknochen (des Gewölbes) findet man dort eine reiche Bibliographie; soweit ich Schriften zitiert habe, die bei Le Double nicht angeführt sind, habe ich sie durch ein † kenntlich gemacht.

### *I. Allgemeines.*

1. Allen, Harrison, Crania from the Mounds of the St. John's River. Journ. Acad. Nat. Sc. Philad., New Series. Vol. X, No. 4.
2. Anoutchine, Sur quelques anomalies du crâne humain et de leur fréquence dans les races. (Nur russisch erschienen Moskau 1880; betrifft, soweit ich aus dem russischen Original ersehen kann, Anomalien des Pterion, das Inkabein und die Stirnnaht; Material: 15 169 Schädel.) Über den ersten Punkt referierte Mérejkowsky, Rev. d'Anthr. S. 357—364. 1882.
3. Bartels, Paul, Über Geschlechtsunterschiede am Schädel. Med. Diss. 110 S. Berlin 1897, Gebr. Unger.
4. — Untersuchungen und Experimente an 15 000 menschlichen Schädeln über die Grundlagen und den Wert der anthropologischen Statistik. Zeitschr. f. Morph. u. Anthr. Bd. VII. S. 81—132. 1904.
5. — Über Vergleichbarkeit kranimetrischer Reihen. Zeitschr. f. Ethn. 1903. S. 935—951.
6. Iwanowski, Alexis, Die Mongolen. Arch. f. Anthr. Bd. XXIV. 1897.
7. Koganei, Beiträge zur physischen Anthropologie der Aino. Mitt. d. med. Fak. d. kais. jap. Universität zu Tokio. Tokio 1893.
8. Krause, Wilhelm, Anatomische Varietäten, Tabellen usw. Hannover 1880. Hahnsche Buchhandlung.

9. Le Double, *Traité des variations des os du crâne de l'homme*. Vol. I. Paris 1903, Vigot Frères.
10. Martin, Rud., *Weitere Bemerkungen zur Pithecanthropus-Frage*. Zürich 1896.
11. Ranke, Joh., *Beiträge zur physischen Anthropologie der Bayern: die Schädel der altbayerischen Landbevölkerung*. (Aus den Beiträgen zur Anthropologie und Urgeschichte Bayerns, 1883.)
12. — *Die überzähligen Hautknochen des menschlichen Schädeldaches*. Abh. d. kgl. bayer. Ak. d. Wiss. II. Kl. XX. Bd. II. Abt. München 1899.
13. Russell, Frank, *Studies in cranial variation*. The American Naturalist. XXXIV, No. 405. 1900.
14. Sarasin, P. und F., *Ergebnisse naturwissenschaftlicher Forschungen auf Ceylon*. 3. Band: Die Weddas von Ceylon und die sie umgebenden Völkerschaften, ein Versuch, die in der Phylogenie des Menschen ruhenden Rätsel der Lösung näher zu bringen. Kreidels Verlag, Wiesbaden 1887—93.
15. Schmidt, E., *Die antiken Schädel Pompeis*. Arch. f. Anthr. Bd. XV. 1884.
16. Schwalbe, G., und Pfitzner, W., *Varietätenstatistik und Anthropologie*. Morph. Arb. Bd. III. S. 459 ff. 1894.
17. Virchow, R., *Über einige Merkmale niederer Rassen am Schädel*. S. 115—127. Berlin 1875.
18. Volz, Wilhelm, *Beiträge zur Anthropologie der Südsee*. Arch. f. Anthr. Bd. XXIII. 1895. (49 Schädel von der Osterinsel.)
19. Widenmann, *Untersuchung von 30 Dschaggaschädeln*. Arch. f. Anthr. Bd. XXV. S. 361 ff. 1898.
20. Wiedersheim, R., *Der Bau des Menschen als Zeugnis für seine Vergangenheit*. 3. Aufl. Tübingen 1902.

## *II. Spezielles.*

### Zu § 1: Reihenfolge der Nahtverknöcherung.

- †21. Gratiolet bei Wiedersheim [20].

### Zu § 2: Metopismus.

Allen, H. [1].

22. Calmette, *De la suture médiofrontale ou métopique*. Thèse inaug. Paris 1873.  
 †Iwanowski [6].  
 Le Double [9].

23. Manouvrier u. Topinard, *Statistik der Stirnnaht*. Élem. d'anthr. gen. S. 793.  
 Ranke, Joh. [11].

- †24. Regalia, *Su nove crani metopici di razza papua, osservazioni intorno all'influenza del metopismo sui caratteri di razza del cranio*. Arch. per l'antr. Vol. III. S. 121. 1878.  
 Russell, Frank [13].  
 †Schmidt, Emil [15].

25. Simon, Th., *Über die Persistenz der Stirnnaht*. Virchows Arch. Bd. LVIII. S. 572 ff. 1873.

## Zu § 3: Torus sagittalis ossis frontis.

Le Double [9]. S. 170—172.

## Zu § 4: Os fontanellae majoris.

26. Bianchi bei Le Double [9].

27. Chambellan, Étude anatomique et anthropologique des os wormiens. Thèse de Paris. 1883.

28. Centonze, L'osso bregmatico (antiepilepticum). Soc. ital. delle scienze. VII, No. 3. Napoli 1889.

Russel, Frank [13].

29. Zoja bei Le Double [9].

## Zu § 5: Pterion.

Ranke, Joh. [11, 12].

## Zu § 6: Os Incae.

Anutschin [2].

†30. Broca, P., Sur une momie de foetus péruvien et sur le prétendu Os de l'Inca. Bull. Soc. Anthr. Paris 1875. T. X. S. 133.

Le Double [9].

31. Raimondi, „professeur à l'Université de Lima“, bei Le Double [9, S. 61]. Russel, Frank [13].

32. v. Tschudy, J. J., Über die Ureinwohner von Peru. Müllers Arch. f. Anat. u. Phys. S. 107. 1844.

## Zu § 7: Torus occipitalis.

33. Ecker, A., Über den queren Hinterhauptswulst (Torus occipitalis transversus) am Schädel verschiedener aussereuropäischer Völker. Arch. f. Anthr. Bd. X. Taf. V. S. 115 ff. 1878.

†34. Hagen, Bernhard, Über einige Bildungen an der Hinterhauptschuppe. Diss. München. Beiträge z. Anthr. u. Urgesch. Bayerns. Bd. III. 1880.

†35. Joseph, G., Morphol. Studien am Kopfskelett des Menschen und der Wirbeltiere. Breslau 1873. — Sitzungsber. d. schles. Ges. 1872.

†36. Krause, Wilhelm, Bemerkung über den Torus occipitalis transversus bei Papuas. Bericht über die X. Vers. d. deutsch. anthr. Ges. in Strassburg. 1879.

37. Merkel, J., Die Linea nuchae suprema, anatomisch und anthropologisch betrachtet. Leipzig 1871, W. Engelmann.

†38. Waldeyer, W., Über den Torus occipitalis transversus der Hinterhauptschuppe. Bericht über die X. Vers. d. deutsch. anthropol. Ges. in Strassburg. S. 151. 1879.

†39. — Über den Torus occipitalis. Arch. f. Anthr. Bd. XII. S. 453 ff.

## Zu § 8: Foramen hypoglossi.

Wiedersheim [20].



Zu § 9: Vorsprünge und Impressionen in der Gegend des Foramen magnum.

40. Amadei. Il processo paroccipitale e la pars mastoidea del temporale dei mammiferi nell'uomo. Arch. p. l'antr. X. S. 264 ff. 1880.  
Koganei [7].  
Le Double [9].

Zu § 10: Foramen Civinini und Foramen crotaphiticum.

41. v. Brunn, A., Das Foramen pterygo-spinosum (Civinini) und der Porus crotaphitico-buccinatorius (Hyrtl). Anat. Anz. S. 96. 1891.  
† Koganei [7].  
† 42. Roth, Ein Beitrag zu den Merkmalen niederer Menschenrassen am Schädel. Arch. f. Anthr. Bd. XIV. S. 73—88. 1882.  
Widenmann [19].

Zu § 11: Foramina parietalia:

43. Augier bei Le Double [9].  
44. Giuffrida-Ruggeri bei Le Double [9].  
Ranke, Joh. [12, S. 68—73].  
45. Vitali, Studio statistico sui fori parietali. Arch. per l'antr. IX. S. 192. 1879.

Zu § 12: Visière frontale.

Le Double [9] (Über Australierschädel).

Zu § 13: Nasenbildung.

Ranke, Joh. [11].  
Sarasin [14], S. 253.  
Virchow, Rud. [17].  
Wiedersheim [20].

Zu § 14: Fossae praenasales.

46. Mingazzini, G., Über die onto- und phylogenetische Bedeutung der verschiedenen Formen der Apertura piriformis. Arch. f. Anthr. Bd. XX. S. 172—180. 1 Taf. 1891.  
Ranke, Joh. [11], S. 172.  
47. Topinard, Du bord inférieur des narines sur le crâne et des caractères de supériorité ou d'infériorité qu'il fournit. Rev. d'Anthr. 1872 und Bull. soc. Anthr. Paris 1881. S. 184—192.  
Volz [18], S. 114.  
48. Zuckerkandl, Fossae praenasales. Mitt. d. Anthr. Ges. Wien. Bd. XXIV (N. F. XIV). S. 57—59. 10 Textfig. 1895.

Zu § 15: Tränenbein und Siebbein.

49. Macalister, A., Notes on the varieties and morphology of the human lachrymal bone and its accessory ossicles. Proceed. Royal Society. XXXVII. S. 229. 1884.

50. Thomson, Arthur, The orbito-maxillary-frontal suture in man and the apes, with notes on the variety of the human lacrymal bone. Journ. of anat. XXIV. S. 349—358. 1890.
51. Zabel, E., Varietäten und vollständiges Fehlen des Tränenbeins beim Menschen. Anat. Hefte XV. S. 153—201. 4 Taf. 1900.

#### Zu § 16: Os malare bipartitum.

52. Bälz, Os ainoicum. Zeitschr. f. Ethn. Bd. XXXIII. S. 248. 1901.
53. Flesch (Verhandl. d. phys.-med. Ges. zu Würzburg. 1877. N. F. Bd. X), zitiert nach Virchow.
54. Giuffrida-Ruggeri, Un osso zigomatico tripartito e altre rare anomalie. Riv. di freniatria. XXIII. S. 460—467. 1898.
55. Gruber (Arch. f. path. Anat. Bd. LXXVII. S. 120), zitiert nach Virchow.
56. Matiegka, H., Über das Os malare bipartitum. Anat. Anz. Bd. XVI. 1899. 11 Abb. S. 546—557. (Hier die gesamte Kasuistik und Literatur bis 1899.)
57. Riccardi (Dreigeteiltes Wangenbein bei einem Atschinesen), Arch. p. l'antr. III. 1878 (zitiert nach Virchow).
58. Virchow, R., Über die ethnologische Bedeutung des Os malare bipartitum. Monatsber. d. Berl. Ak. d. Wiss. S. 1113—1139. 1881.

#### Zu § 17: Os incisivum.

59. Broca (Diskussion über das Os incisivum). Bull. Soc. Anthr. Paris 1876. XI.
60. Roujou, De la persistance des intermaxillaires chez l'homme. Bull. Soc. Anthr. Paris 1876. XI. S. 171.

#### Zu § 18: Gaumenbildung

werden Daten und Literaturnachweise später gegeben werden.

#### Zu § 19: Grösse der Molaren.

#### Zu § 20: Dritter Molar.

61. Darwin, Ch., Über das Rudimentärwerden der Weisheitszähne. Abstammung des Menschen und geschlechtl. Zuchtwahl. Bd. I. S. 25.
62. Mantegazza, P., Il terzo molare nelle razze umane. Arch. p. l'antr. VIII. 1878.

#### Zu § 21: Zahnanomalien.

63. Magitot, E., Traité des anomalies du système dentaire chez l'homme et les mammifères. Paris 1877.
64. — (Discussion). Bull. Soc. Anthr. Paris 1878. T. I. 3. Sér. S. 258.

#### Zu § 22: Kinnbildung.

#### Zu § 23: Spina mentalis interna.

65. Topinard, P., Les caractères simiens de la mâchoire de La Naulette. Rev. d'Anthr. 3. Sér. T. I (XV). S. 385ff. 1886.
66. Walkhoff, O., Der Unterkiefer der Anthropomorphen und des Menschen in seiner funktionellen Entwicklung und Gestalt. Selenkas Menschenaffen. Lief. IV. Wiesbaden 1902, Kredisels Verlag.

67. Walkhoff, O., Die diluvialen menschlichen Kiefer Belgiens und ihre pithekoïden Eigenschaften. Selenkas Menschenaffen. Lief. VI. Wiesbaden 1903, Kreidels Verlag.

Zu § 24: Teilung des Scheitelbeins (und der Schläfenschuppe).

Ranke, Joh. [12].

68. Schwalbe, G., Über geteilte Scheitelbeine. Zeitschr. f. Morph. u. Anthr. Bd. VI. S. 361—434. 1 Taf., 19 Fig. 1903.  
(Enthalten die gesamte Kasuistik und Literatur.)

---

### Figurenerklärung.

#### Tafel IV.

- Fig. 1. *Katarrhinie mit Verkümmernng und Synostose der Nasenbeine. Kroo-Boy* (Nr. 8).  
 Fig. 2. *Fehlen des Tränenbeins. Momvu* (Nr. 24169).  
 Fig. 3. *Torus sagittalis ossis frontis* (zugleich ein Beispiel für *das starke Vorspringen des Hamulus lacrymalis*). *Chinese* (Nr. 26006).  
 Fig. 4. *Foramen Civinini* (sinistrum) und *Foramen crotaphiticum* (dextrum), zugleich ein Beispiel für die *kleinen Exostosen am vorderen Rande des Hinterhauptloches* (§ 9, Nr. 3). „*Buschmann-Hottentott*“ (Nr. 3559).  
 Fig. 5. *Ossis Incae pars triplex dextra. Schilluk* (Nr. 24790).  
 Fig. 6. „*Obere*“ und „*hintere Ritze*“ des Jochbeins. *Neu-Britannier* (Nr. 26190).  
 Fig. 7. *Os Incae bipartitum (triplex dextrum, simplex sinistrum)*. *Neu-Britannier* (Nr. 26170).
-

(Aus dem anatomisch-biologischen Institut der Universität Berlin.)

---

**Die Anlage der Zwischenniere bei der europäischen  
Sumpfschildkröte (*Emys europaea*)**  
nebst allgemeinen Bemerkungen über die Stammes- und Entwicklungs-  
geschichte des Interrenal-systems der Wirbeltiere.

Von

**Dr. Heinrich Poll,**  
Privatdocenten und Assistenten am Institut.

---

(Mit Tafel V und 15 Textfiguren.)

---

**Inhalt:**

- |   |  |
|---|--|
| 1. Einleitung.  | 6. Die Anlage der Zwischenniere bei den      |
| 2. Material und Methodik.   | Reptilien und ihre Bedeutung für die         |
| 3. Befunde an den Schildkrötenem-<br>bryonen.                         | Lehre von der Zwischenniere der              |
| 4. Literatur über die Entwicklung der<br>Zwischenniere der Reptilien. | Wirbeltiere.                                 |
| 5. Kritik der fremden und eigenen Be-<br>funde.                       | 7. Zusammenfassung.                          |
|   | 8. Erklärung der Abbildungen auf<br>Tafel V. |
|   | 9. Schriftenverzeichnis.                     |
- 

**I. Einleitung.**

Unsere Kenntnisse von der Entwicklung der Nebenniere bei den Reptilien gründen sich ausschliesslich auf Untersuchungen an Lepidosaurierembryonen; in erster Linie galten sie den Echsen, nur einige wenige den Schlangen.

Von den Hydrosauriern berichtet nur Rathke [68] über die gröberen anatomischen Verhältnisse der Nebenniere bei älteren Früchten von *Alligator lucius*, *Alligator sclerops*, *Crocodilus acutus* und *Gavialis*



schlegelii, und in neuerer Zeit hat Wiedersheim [96, 97] bei 10 und 12 mm langen Embryonen von *Crocodilus biporcatus* die Anlagen der Nebenniere dorsal von der Geschlechtsleiste gesehen und ihr Blastem im Aussehen dem der Keimfalte ähnlich gefunden; später, fügt er hinzu, trete es in Beziehungen zur Urniere.

Über die Entwicklung der Nebennieren bei den Schildkröten findet sich in der Literatur keine einzige Angabe.

Für sich allein wäre dieser sehr äusserliche Grund nicht gewichtig genug erschienen, um von allen Amnioten gerade die Untersuchung bei den Cheloniern notwendig erscheinen zu lassen: indessen, sie versprach Aufschlüsse über eine ganze Reihe ontogenetisch, wie phylogenetisch bedeutsamer Fragen, auf die die Bearbeitung der höheren Amniotiere kein Licht geworfen hatte, die am besten zu lösen waren an den auf der tiefsten Organisationsstufe verharrenden Amnioten, um von hier aus eine Brücke zu schlagen zu den wohlvertrauten und verständlichen Einrichtungen bei dem Anamnier, die eine weite Kluft von denen bei den höheren Wirbeltieren zu trennen schien.

Die Wahl der Schildkröte von diesem Gesichtspunkte aus erscheint auf den ersten Blick unzweckmässig und bedarf der Rechtfertigung: denn die systematische Stellung der Chelonier nahezu an der Spitze der Reptilienleiter, in der Nachbarschaft der Vögel, wohlbegründet durch zahllose anatomische Einzelheiten, verspricht derlei Enthüllungen in keiner Weise; zumal da *auch in der Organisation der Nebenniere* diese Beziehung deutlich zu Tage tritt.

Die Unterschiede im inneren Aufbau der Amnioten-Nebenniere gründen sich wesentlich auf die räumliche Anordnung der beiden Grundgewebe, der *fettartigen* oder lipoiden und der *chrombraunen* oder phaeochromen (chromophilen, chromaffinen) Substanz. Diese werden in einer alteingebürgerten Namensübertragung von den topographischen Verhältnissen bei den Säugetieren auf die übrigen Tiere mit den Ausdrücken „Rinde“ und „Mark“ bezeichnet — wie sich zeigen wird, sehr mit Unrecht.

Bei den Schlangen und den Echsen lagert sich nämlich das „Mark“ der „Rinde“ dorsalwärts auf, und nur spärliche phaeochrome Zellengruppchen und -streifen dringen in die grosse, ventrale Ge-

webmasse ein (Abb. 2, *Boa constrictor*). Bei der Schildkröte hingegen (Abb. 1, *Emys europaea*) und ähnlich auch beim Crocodil durchflechten die beiden Stammgewebe strangförmig einander. Zwar erscheint in beiden Fällen die Vereinigung nicht so innig, wie dies für die *Vogelnebenniere* (Abb. 3, *Gallus domesticus*) gilt: doch gemahnen die Hydrosaurier histiologisch sicherlich, entsprechend ihrer systematischen Stellung, mehr an den Aufbau bei den Vögeln, als an den bei den Lepidosauriern, oder gar bei den Amnionlosen.

Hiermit steht die vergleichend-anatomische Tatsache in grellem Widerspruch, dass sich *bei Vertretern der Chelonier einzig und allein unter allen Amnioten eine grob morphologische Anordnung des Organes erhalten hat, die sich eng an die Bauweise bei den Amphibien anschliesst.*

Den Lurchen, insbesondere den geschwänzten, kommt als den einzigen Wirbeltieren die Einrichtung eines „Nebennierensystems“ zu: d. h. sie besitzen eine *Reihe von Körperchen*, die sich aus fettartigem Gewebe untermischt mit phaeochromen Zellen aufbauen: allen *tiefer stehenden* Vertebraten kommt überhaupt keine *Nebenniere* zu, d. h. kein Organ, das die *beiden Gewebearten* in sich vereint, sondern diese bleiben zeitlebens voneinander gesondert; allen *höherstehenden* aber ist eine *einheitliche* „Nebenniere“ eigen. Nur von einem Chelonier, der *Testudo mauretanica*, kennen wir durch Pettit [58] eine ähnliche Zerfällung der kompakten Organmasse in einzelnen Haufen, also eine Einrichtung, die, wenn auch auf den Raum der Bauchfläche der Niere beschränkt, aufs genaueste die Gestaltung bei den höchsten Amnionlosen nachahmt und bei Crocodilen, Schlangen und Echsen gänzlich ohne Analogon dasteht.

Die vergleichende Anatomie und Histiologie lehrt ferner ganz allgemein, dass dort, wo es überhaupt zur Bildung von Nebennieren kommt, diese ihr eigenartiges Gepräge, sei es im groben, sei es im feinen Bau, mag es sich um Art-, Gattungs-, Ordnungs- oder Klassencharaktere handeln, stets durch das Verhalten des fettartigen Gewebes oder der „Rinde“ empfangen. Die Erforschung *ihrer* Genese also wird die wesentlichen Fragen in erster Linie zu klären, wird vor allem das Homologie-Problem: Entspricht die „Rinde der Nebenniere“

der Zwischenniere der Cyclostomen und Fische? einer endgültigen Entscheidung näher zu führen geeignet sein.

Von diesem Gesichtspunkte aus fällt ein *zweiter Grund* zu Gunsten der Wahl eines Cheloniers als Beobachtungsobjekt ins Gewicht. Die Untersuchungen von Wiedersheim [97] über die Entwicklung des Urogenitalapparates der Hydrosaurier haben die überraschende Tatsache ans Licht gefördert, dass sich in der Ontogenese dieser Organe bei der Schildkröte eine Fülle recht primitiver Charakterzüge erhalten hat, viel mehr als z. B. bei den Lacertiliern; und wenn auch sicherlich ein tieferer *morphologischer* Zusammenhang zwischen dem Interrenal-körper und dem Harngeschlechtssystem nicht besteht, so gliedert er sich diesem erstens schon rein topographisch am innigsten an und teilt zweitens mit der Vorniere, der Urniere und der Keimleiste den *direkten Ursprung aus ventralen Abschnitten des Mesoderms*.

Es mag, gestützt auf die überzeugende Beweiskraft der Gründe, die die Ontogenese zu Gunsten der genannten Homologie ergeben wird, schon jetzt *im voraus* gestattet sein, dem Namen „Interrenalorgan oder Zwischenniere“ vor der schiefen Bezeichnung „Rinde“ und dem schwerfälligen Ausdruck „fettähnliche oder lipoid Substanz“ im folgenden den Vorzug zu geben.

## II. Material und Methodik.

Die Erwartungen, die sich an Überlegungen dieser Art knüpften, hat eine Untersuchung von Embryonen der *Emys europaea* var. *taurica* aufs erfreulichste bestätigt.

Die Entwicklungsreihe umfasste im ganzen 29 Embryonen. 14 von diesen (Nr. II, IV', V—XVI) hat Herr Dr. Rabinowitsch aus der Krim mitgebracht und dem anatomisch-biologischen Institute als Geschenk überwiesen.

Seine Dissertation „Über die Entwicklung des häutigen Labyrinthes von *Emys europaea* (Eutraria)“, Berlin 1903, enthält die näheren Angaben über diese Emyden, sowie die Abbildungen ihrer äusseren Körperform. Die andern 15 Schildkröten (Nr. I, III, IV, *a—m*)

verdankt das Institut der Liebenswürdigkeit des Herrn Professor Dr. Koltzoff in Moskau, der mich auch persönlich durch die Überlassung von kostbarem und vorzüglich konserviertem Material in, überaus freundlicher Weise unterstützt hat; ich möchte ihm meinen verbindlichsten Dank auch an dieser Stelle wiederholen.

Aus dieser Serie kommen für die Entwicklung der Zwischenniere 22 Embryonen in Betracht. Sie wurden nach den üblichen Methoden teils in Boraxkarmin durchgefärbt und im Schnitte mit Bleu de Lyon behandelt, teils auf dem Objektträger mit Hämatoxylin und Eosin gefärbt. Die kleineren wurden total, von den grösseren (Nr. XII—XVI der Abbildungen bei Rabinowitsch) nur die für die Nebenniere wichtigen Rumpfabschnitte in lückenlose Querschnittreihen zerlegt. Nur der Embryo Nr. VI wurde in sagittaler Richtung geschnitten. Als Ergänzung dienten zahlreiche erwachsene Emyden verschiedenen Alters, sowie auch Präparate anderer Schildkrötennebennieren.

Bei der Aufzeichnung der Beobachtungen leistete wieder das schon lange geübte Verfahren der graphischen Darstellung schätzbare Dienste. Die Orientierung im Embryonenkörper fand nach dem Beispiel von C. K. Hoffmann [37, 38] durchgehends nach den Spinalganglien statt, insbesondere waren das sechste und siebente Paar, dem die Wurzeln für den Plexus brachialis<sup>1)</sup> entstammen, eine erwünschte Marke. Die Ausdrücke: Rumpfabschnitte, Segmente, Somiten beziehen sich stets auf die entsprechenden Spinalknoten. Da sich, wie oft, auch bei den Schildkrötenembryonen die Länge als ein sehr trügerisches Merkmal für den Entwicklungsgrad erwies, wurde dieser, wie schon in einer früheren Arbeit, auch hier *relativ* an der Hand morphologischer Kennzeichen festzustellen versucht.

In einem anderen Zusammenhange [62] sind einige Ergebnisse der vorliegenden Untersuchung bereits kurz erwähnt: für die Darstellungs- und Bezeichnungsweise, die sich bei der Schilderung des Werdeganges der Zwischenniere als nützlich empfiehlt, kann auf die dort gegebenen allgemeinen Darlegungen verwiesen werden.

<sup>1)</sup> Fürbringer, Schultermuskulatur der Schildkröten. Jen. Zeitschr. f. Naturw. 1872. Bd. 8.



### III. Befunde an den Schildkrötenembryonen.

*Emysembryonen* (*e*, *m*, IV') von etwa 9 mm Länge<sup>1)</sup>, bei denen im Sehorgane die Netzhaut schon pigmentiert, aber noch nicht in Schichten gesondert, der Hohlraum des Linsensäckchens bis auf einen schmalen Spalt bereits völlig geschwunden, in einem Falle (IV') sogar der Augenstiel noch hohl ist; im Gehörorgane der Ductus endolymphathicus mit der Epidermis nicht zusammenhängt, die Einschnürung im Sacculus und Utriculus (*m*, IV') begonnen hat; bei denen von den Visceraltaschen die erste oder die erste und die zweite durchgängig sind, die dritte und vierte in einem Falle (IV') eben durchzubringen beginnen, während die fünfte das Ectoderm gar nicht erreicht; bei denen die Vorniere durch 3—5 offene, in einer lateralen Linie geordnete, gerade ventralwärts ziehende Trichter mit dem Coelom kommuniziert, und der freie Glomus sich über 3—4 Spinalknoten erstreckt, die Urnieren, in die jene ohne scharfe Grenze übergeht, schon kräftig entwickelte Wülste darstellen und mit ihren Gängen bereits in die Kloake durchgebrochen, die noch stark dotterhaltigen Keimzellen noch gar nicht (IV') oder erst zu einer ganz flachen (*e*, *m*) Keimfalte zusammengetreten sind, während die meisten die Wurzel des Gekröses dicht erfüllen: *Embryonen dieses Entwicklungsgrades zeigen überall die Auskleidung der Leibeshöhle als zarten, platten, einschichtigen Zellenbelag.*

Ein glücklicher Zufall wollte es, dass ein *Embryo* der Entwicklungsreihe, *l*, 9,5 mm lang, der sich von dem geschilderten Bilde nur wenig unterschied — die dritte Visceraltasche war bereits durchgebrochen, dagegen wies die Linse noch einen Spalt auf, das Gehörbläschen hatte noch nahezu die primitive Form bewahrt, und die Urnieren waren noch nicht zu starken Wülsten emporgewachsen — an *einer einzigen Stelle* in der Gegend kurz vor dem achten Spinalganglion auf der rechten Körperseite im Coelomepithel dicht neben

---

<sup>1)</sup> In der Achse nach der Krümmung gemessen. Der Embryo *m* entspricht nach seinem Aussehen etwa dem Embryo *f* von *Trionyx japonicus* nach Mitsukuri (siehe Keibel, Entwicklung d. äuss. Körperform der Wirbeltierembryonen. Hertwigs Hdb. der vergl. u. exp. Entwicklungslehre d. Wirbeltiere. Bd. I. T. 2. S. 92.

der Wurzel des Gekrüses einen kugelförmigen,  $30\ \mu$  langen,  $28,8\ \mu$  breiten,  $32,4\ \mu$  tiefen Zellenhaufen aufwies, der nur wenig über die Flucht der Plattenzellen in den Raum der Coelomhöhle hineinragte, zum grössten Teile sich in das lockere, gallertige Stützgewölbe hineinwölbte. Gegen dessen durchsichtige Grundsubstanz setzte sich der auf dem Schnitte nahezu kreisscheibenförmige, lichte, zartgekörnte Protoplasmaklumpen, in dem zahlreiche kugelige bis eiförmige Zellkerne, meist mit wenig zahlreichen Chromatinbröckchen und einem einzigen Nucleolus ruhen, während Zellengrenzen nicht zu erkennen sind, allseitig aufs schärfste ab. Von dem Epithel der Kapsel des Malpighischen Körperchens der Urniere ist sein Umfang durch einen etwa seinem Durchmesser an Breite gleichen Stützgewebestreifen getrennt. Von dem entsprechenden auf Abb. 4 der Tafel V dargestellten Gebilde von einem etwas älteren Embryo unterscheidet sich dieses Körperchen, das wie eine *Knospe dem Epithel aufsitzt*, nur durch sein schwächeres Hervorragen in die Lichtung des Coeloms, entspricht ihm im übrigen nach Lage und Aussehen vollständig.

Trotz peinlicher Durchforschung wollte es nicht gelingen, noch weitere Knospen oder Bilder aus ihrer Genese bei diesem Embryo aufzufinden.

Bei der nächstälteren *Schildkröte*<sup>1)</sup> IV hingegen von 10 mm Länge, deren Linse solide, deren dritte und vierte Visceraltasche durchgebrochen waren, deren Vornierenglomerus sich nur noch über zweiundeinhalb Spinalknotenpaare erstreckte, deren noch deutlich dotterhaltige Keimzellen sich bereits in eine kräftige vorspringende Leiste zusammengefunden hatten, zerstreuen sich eine *grosse Anzahl* solcher Knospen — rechts zählt man ihrer 25, links 21 — über eine weit ausgedehnte Strecke des Coelomepithels: sie breitet sich etwa über das Gebiet von fünf Spinalganglien aus, beginnt in der Höhe des sechsten, endet in der des zehnten Paares.

Ihr Kopfbende liegt um zwei Rumpfabschnitte distalwärts vom Ende des freien Vornierenglomerus, um drei proximal vom Anfang der Keim-

<sup>1)</sup> Abb. IV bei Rabinowitsch a. a. O.

falte; ihr Schwanzende fällt in das zweite Segment caudalwärts von diesem Punkte, in das sechste rostralwärts vom Ende der Geschlechtsleiste, in das siebente vor dem Beginn der Kloake und dem Ende des Wolffschen Ganges. Der Abgang der Arteria omphalo-mesenterica, die die übrigen unpaaren ventralen Mesenterialäste der Aorta an Umfang bereits weit übertrifft und in den Bereich des caudalen Abschnittes des achten Spinalknotens fällt, teilt diese Zone in zwei nahezu gleichgrosse Hälften, eine proximale und eine distale.

Die räumliche Verteilung der Knospen ist nahezu gleichförmig, aber durchaus *regellos* und erscheint nicht durch irgend eine feste Beziehung zu bestimmten morphologisch gekennzeichneten Punkten — Somiten, Malpighischen Körperchen der Urniere, Gefässen arterieller oder venöser Natur — bedingt.

Alle aber ordnen sich zu einem schmalen Längsstreifen, der parallel der Gekrösewurzel jederseits zwischen dieser und der medialen Begrenzung der Urniere am Dache der Leibeshöhle dahinzieht.

Die Grösse der einzelnen Knospen schwankt beträchtlich: neben ganz kleinen Haufen von etwa  $10\ \mu$  finden sich andere von 30 bis  $40\ \mu$  Durchmesser. Die meisten nähern sich der Kugel- oder Eiform, doch wird ihre Gestalt von ihrer Lage nicht unwesentlich beeinflusst. Sie ist nämlich in der Knospenkette durchaus ungleichmässig, und nach diesem Gesichtspunkte gliedert sich die Zone in zwei ziemlich scharf abgesetzte Unterabschnitte: in einem kleinen, kopfwärts gelegenen Teile, der die Spinalganglienpaare sechs und sieben umfasst, ruhen die Knospen sämtlich im Epithel der Leibeshöhle, in einer grösseren, schwanzwärts gelegenen Partie, im Bereiche der Ganglien acht, neun und zehn liegen ausser derartigen Sprossen eine grosse Zahl frei im Stützgewebe zwischen Aorta, Coelomepithel und Urniere.

Die erste Kategorie umfasst jederseits sechs bis acht Knospen, ihr Aussehen (Abb. 4 der Tafel V) entspricht völlig dem Bilde, das eben von jener einzigen des Embryo 1 entworfen wurde. Nur ein bald schwächer, bald stärker ausgesprochenes Prominieren über das Niveau des Epithels, der Unterschied in der Grösse bringt etwas Abwechslung in die sonst gleichförmigen Glieder der Reihe: einige

wenige sitzen mit breiter Grundfläche dem Epithel auf und ragen mehr keilförmig zugespitzt in das Stützgewebe dorsalwärts hinein.

Die zweite Kategorie liegt bald nur eine kurze Strecke von der Ebene des Epithels entfernt, bald näher dem ventralen Umfange der Aorta (Abb. 6 rechts und links). Sie weisen oft sehr innige Beziehungen zu den hier verlaufenden Venenstämmchen und zur Urniere auf, doch lässt sich stets das Gefässendothel, stets eine, wenn auch noch so zarte Lage von Stützsubstanz als Grenze nachweisen. Auf Abb. 6 (rechts) ist ein Fall abgebildet, der unter allen Embryonen nur hier zur Beobachtung kam; in der Tat schmiegt sich die Knospe aufs innigste der Kapsel des Malpighischen Körperchens der Urniere an: auf dem Nachbarschnitte hängt jedoch auch sie durch einen breiten Stiel mit dem Coelomepithel zusammen und bei genauerer Betrachtung gelingt es besonders bei der Durchmusterung aller Einstellungsebenen mit Hilfe der Mikrometerschraube ungleich besser als auf der einer Ebene entnommenen Abbildung, eine zarte, trennende Faserlage zwischen Glomeruluskapsel und Knospe nachzuweisen.

Im feineren Aufbau ist zwischen den Knospen der ersten und der zweiten Kategorie kein Unterschied wahrzunehmen: nur streben die der zweiten alle mehr oder minder der Kugelgestalt zu.

Es muss betont werden, dass die caudale Grenze der Knospenzone *willkürlich* gezogen ist; denn von ihr an schwanzwärts, bis zur Grenze des dritten und vierten Viertels der Keimleiste, liegen zwar keine Knospen im Epithelgefüge selbst, aber im Stützgewebe findet sich eine ausserordentlich grosse Anzahl ganz ähnlicher Zelleninseln, die wahrscheinlich zu einem Teile dem gleichen Systeme angehören. Doch lässt sich über ihre Genese und infolgedessen über ihre morphologische Bedeutung nichts Genaueres ausmachen, da zwei Täuschungsquellen hier zur grössten Vorsicht mahnen: die Anlagen des sympathischen Systems und die Keimdrüsenstränge.

Während nämlich bis zum elften Spinalganglienpaare die Sympathicusanlagen von ihren Hauptmassen, längsseit und in der Höhe der dorsalen Aortawand, nur spärliche Zellendetachements ventralwärts entsandten, die höchstens bis zur halben Höhe an der Aorta hinab-



reichten und somit durch einen weiten Raum von den Knospen des Interrenalorganes getrennt waren, lagern sich caudalwärts von diesem Knoten nachweislich mit den Sympathicusmassen und den Rami communicantes zusammenhängende Zellenhaufen um den ganzen Umkreis der Aorta herum (Cingulum). Während anderseits die Keimdrüsenstränge bis zu dem genannten Grenzpunkte aufs deutlichste ihren Ursprung von lateralwärts der Zwischennierenzone gelegenen Epithelbezirken durch Lage und Zusammenhang verrieten, trifft man in der Gegend weiter nach dem Schwanze zu, nicht selten auch nahe der Medianebene, abgelöste Zellenkomplexe, die schnittweise genau wie freie Zwischennierenknospen aussehen, doch in ihrer Mitte Archigonocyten bergen.

Bei dem Mangel von Zwischenstadien, die die Anlage von Knospen in dieser Gegend bezeugen, ist es vorzuziehen, die Frage, bis zu welchem Punkte die Anlage schwanzwärts reicht, offen zu lassen und vorsichtig die Grenze dort zu ziehen, wo die naturwissenschaftliche Sicherheit der Identifizierung nach Idiotopie und Syntopie endet; zumal diese Frage für den einen Hauptteil der wichtigen Erwägungen wenig belangreich ist. *Immerhin bedeutet diese Lücke der Entwicklungsreihe für andere Probleme einen empfindlichen und höchst bedauerlichen Mangel der vorliegenden Untersuchung.*

Der nächstältere *Embryo* (V) misst 10,5 mm: die Netzhaut seines Sehorganes ist stark pigmentiert, überall zwischen Epidermis und Linse, die ihren primitiven Hohlraum noch nicht gänzlich eingebüsst hat, ist Stützgewebe eingedrungen, die Sonderung des Ohrbläschens in Sacculus und Utriculus, an jenem die Cochleaanlage, an diesem die Bogengangstaschen<sup>1)</sup> sind gut erkennbar; die Kiemenregion ist zerstört. Die Vorniere befindet sich bereits auf dem Wege der Rückbildung: die Nephrostome, fünf rechts, vier links an der Zahl, sind noch gut kenntlich, aber eng zusammengerückt, der freie Glomus reicht von der Mitte zwischen dem dritten und dem vierten Spinalknoten rechts bis zum fünften, links nicht ganz so weit schwanzwärts, also nur noch über den Raum von etwa  $1\frac{1}{2}$  Spinal-

---

<sup>1)</sup> Rabinowitsch a. a. O. S. 14.

knoten. Die Keimleiste springt als sehr starker Wulst in die Bauchhöhle vor, beginnt unmittelbar distalwärts von der Arteria omphalo-mesenterica in der Höhe des neunten, endet am sechzehnten Ganglion dorsalwärts von der Kloake. Die Archigonocyten enthalten im allgemeinen keinen Dotter mehr. Die Arteria omphalo-mesenterica verlässt die Aorta zwischen dem achten und neunten Spinalganglion, diesem näher als jenem, etwa 1,25 mm von der Vereinigung der Aortenwurzeln entfernt.

Wiederum unterscheidet sich hier, wie bei dem vorigen Embryo, das Kopfbende des Knospenbereiches von dem sich ihr schwanzwärts anschliessenden Gebiete: während hier sämtliche Zellenhaufen frei im Stützgewebe liegen, haften die Knospen vorne noch im Gefüge des Leibeshöhlenepithels (Abb. 5). Doch das Massverhältnis der beiden Abschnitte ist ein anderes geworden: nur etwa den Raum zwischen zwei aufeinanderfolgenden Ganglien nimmt dieser vorderste Abschnitt ein, der gesamte übrige Bereich gehört der Zone der abgelösten Knospen. Auf der linken Seite trennt überdies ein etwa zwei Segmente messender Zwischenraum die proximalen, noch im Epithel gelegenen, und die distalen, abgelösten Knospen voneinander, während auf der anderen Körperseite die Reihe keine so grosse Lücke aufweist.

Lage und feinerer Bau der noch im Urzustande verharrenden Sprossen unterscheiden sich von dem bei dem vorigen Embryo besprochenen in keiner Weise, während die aus dem Verbande abgelösten ein nicht unwichtiges Abweichen in verschiedener Hinsicht erkennen lassen.

Sie bleiben im cranialen Teil der Zone, etwa bis zur Wurzel der Dotterarterie schwanzwärts, meist in der Nähe eines Gefässes dicht unter deren Epithel liegen (Abb. 7), das sie nunmehr wie ein zartes Endothelhäutchen unmittelbar bekleidet: von diesem Punkte ab, nach dem distalen Körperende hin dagegen finden sich die Knospen viel weiter dorsalwärts, meist auf der dorsalen Seite der hier inzwischen stark entwickelten Bauchvenenstämme: sie geraten hier in die unmittelbarste Nachbarschaft der vom Rücken her ventralwärts ausgewachsenen Sympathicuszellenhaufen, von denen sie gerade

bei diesem Embryo oft sehr schwer zu unterscheiden sind: nur ihr andeutungsweise hellerer und grösserer Zellenleib, der Mangel faseriger Zweige, die sie mit sicher erkennbaren Sympathicusanlagen in Verbindung setzen, im Verein mit ihrer mehr lateralen, nicht so eng an die Aorta geschmiegteten Lagerungsweise ermöglichen von Fall zu Fall eine Unterscheidung: als erschwerender Umstand tritt hier wieder die Lücke in der Entwicklungsreihe zu Tage, die uns im unklaren über die spezielle Verteilung der Knospen in dieser Partie der Zone gelassen hat.

Bei dem Mangel an Material ist nicht zu unterscheiden, ob diese grosse Ähnlichkeit etwa eine Unvollkommenheit der Fixations- oder der Färbemethode<sup>1)</sup> zur Last zu legen ist. Ein nach allen Richtungen gesichertes Ergebnis liefert demnach dieser Embryo nur bis zu dem Punkte kurz hinter dem Abgange der Arteria omphalo-mesenterica, da einerseits die Hauptmassen des Sympathicus noch im dorsalen Umfang der Aorta lagern und nur spärliche, mit faserigen Verbindungen gut ausgestattete Zellenhäufchen von dort her ventralwärts sich erstrecken, anderseits die Anlage nur an oder nahe ihrer Ursprungsstätte gelegen sind.

Wie in der Lage, so lassen auch im Aufbau gerade einzelne der am meisten kopfwärts gelegenen Knospen ein etwas abweichendes Verhalten bemerken (Abb. 8): sie sehen nicht mehr so kompakt und dicht aus, heben sich nicht mehr so absolut scharf von ihrer Umgebung ab, und auch in den einzelnen Elementen sieht der Zellenleib hin und wieder lichter, der Kern kleiner aus, als der der Nachbarzellen im Körperchen. Die Deutung dieses Befundes ist später zu erörtern.

Der *Embryo f*, 10 mm lang, gleicht in seinem Entwicklungsgrade durchaus dem soeben erörterten. Die erste bis vierte Visceraltasche sind durchgebrochen, die fünfte erreicht das Ectoderm nicht.

Die Knospenkette beginnt in der Höhe des siebenten Spinalknotens auf der linken, in der Höhe des achten auf der rechten Körperseite. Sie endet in der Höhe des vierzehnten Ganglion,

---

<sup>1)</sup> Dieser Embryo war leider mit Boraxkarmin durchfärbt und im Schnitte mit Orange behandelt worden.

erstreckt sich also über das Gebiet von sechs oder sieben Rumpfab schnitten. Die Arteria omphalo-mesenterica trennt sich von der Aorta zwischen dem achten und neunten Ganglion. Der freie Glomus der Vorniere reicht vom vierten bis kurz hinter den fünften Knoten, ist also beträchtlich geschrumpft. Die Keimleiste beginnt am zehnten, endet am siebzehnten Ganglienpaar, fällt also mit den vier caudalen Rumpfab schnitten der Kette in die gleiche Gegend.

Nur die beiden am meisten rostralwärts gelegenen Zellenhaufen auf der linken Körperseite ruhen hier noch im Epithelverbande, alle übrigen sind bereits aus dem Muttergewebe gelöst und liegen frei im Stützgewebe zwischen Aorta, Urniere und Gekrösewurzel. Infolge der für diesen Zweck ungleich besser geeigneten Schnittfärbung mit Hämatoxylin-Eosin lassen sich die Knospen bei diesem Embryo überall durch das zarte, feinkörnige Aussehen des umfangreichen Zellenkörpers aufs deutlichste von dem dunkel gefärbten kleinzelligen Sympathicuszellenhaufen, sowie von den unregelmässig begrenzten, sehr plasmaarmen Keimdrüsensträngen, die sich stets durch den Einschluss von Archigonocyten am schärfsten kennzeichnen, unschwer unterscheiden. Aus diesem Grunde kann hier die distale Grenze der Zone mit naturwissenschaftlicher Sicherheit gezogen werden.

Mit dem nächsten, 12,5 mm langen *Embryo* (VII) beginnt die Reihe der Schildkröten, die überhaupt keine Knospen mehr in primitiver Lagerung aufweisen. Dementsprechend ist auch der allgemeine Entwicklungsgrad ein höherer. Für diese späteren Stadien erweisen sich als brauchbare morphologische Alterscharaktere: die Rückbildung des Vornierenglomus, die Veränderungen des Ursprungsortes der Arteria omphalo-mesenterica, die sich dem Vereinigungspunkt der Aortawurzeln immer mehr nähert, um schliesslich auf den einen Wurzelast zu rücken, die Entwicklung der Nachniere und die Länge des deutlich werdenden Carapax.

Die Linse von *Emys* VII ist vollkommen solide, nur eine haarfeine Linie trennt noch die vordere von der hinteren Wand. Der Augenstiel weist keine Lichtung mehr auf, die Nervenfaserschicht der Netzhaut wird deutlich. Die Teile des häutigen Labyrinths sind sämtlich angelegt. Die Vorniere hat beiderseits fünf eng zusammen-



gedrängte Ostien, ihr freier Glomus erstreckt sich über den Raum vom vierten bis zur Mitte zwischen fünften und sechsten, also über etwa  $1\frac{3}{4}$  Spinalknoten, die zweiwurzelig entspringende Dotterarterie zweigt sich in der Gegend zwischen dem achten und neunten Ganglienpaare, diesem näher als jenem, etwa 1,7 mm schwanzwärts der Vereinigung der Wurzeln der Aorta, von dieser ab.

Die Urniere zeigt keine wesentlichen Rückbildungserscheinungen. Eine Metanephrosanlage ist mit Sicherheit noch nicht zu sehen. Die Keimleiste reicht vom zehnten bis zum fünfzehnten Spinalganglion, doch liegen vereinzelte Archigonocyten, sowohl caudalwärts, als cranialwärts von den Faltenenden.

Die Reihe der Epithelhaufen reicht von der Gegend des achten bis zum fünfzehnten Ganglienpaar, also über sieben Spinalknoten: wiederum sind ihre Grenzen hier mit Sicherheit zu ziehen, denn ihre plasmareichen Elemente tragen das charakteristische, helle, feinkörnige Aussehen des Zellenleibes, den grossen hellen Kern zur Schau, der sie aufs schärfste von den kleinen, dunkelkernigen Bestandteilen des sympathischen Systemes zu unterscheiden gestattet (Abb. 10). Kopfwärts vom Abgang der Dotterarterie ist keine Knospe nachweisbar. *In ihrem Wurzelgebiet am caudalen Ende des achten Ganglions liegt ein vereinzelter Haufen, unmittelbar unter dem Coelomepithel, der bis auf den nicht ganz so plasmareichen Zellenleib aufs genaueste in Lage und Aussehen der vom vorigen Embryo auf Abb. 7 abgebildeten Sprosse entspricht.* Caudal vom Ursprung der Dotterarterie im gesamten Keimorgangebiet liegen die Knospen frei ohne besondere Hüllmembran im Stützgewebe in mehreren Etagen übereinander, vom Niveau etwas dorsalwärts der Keimleistenstränge bis hinauf zur halben Aortahöhe: sie untermischen sich aufs innigste mit dem Sympathicus-Zellenhaufen, von denen die oben angegebenen Charaktere sie aber stets streng unterscheiden lassen. Überdies schliessen sich diese näher der Aorta an, während die Interrenalhaufen eine mehr laterale Lage bewahren (Abb. 10). Zeichnet man sie nach Grösse, Form und Verteilung in der Ansicht von medialwärts her graphisch auf, so ist die Anordnungsweise am nächsten mit der eines längsgestreckten Archipels zu vergleichen, den ganz kleine, mittelgrosse,

grosse langhingestreckte Inseln in bunter Abwechslung zusammensetzen, die im grossen und ganzen aber durch zahllose Meeresarme voneinander getrennt bleiben und an keiner Stelle zu einer ihrer Grösse nach als Kontinent imponierenden Masse zusammenfliessen. Indessen kann gesagt werden, dass ein Dichtigkeitshöhepunkt, der auch mit die umfangreichsten Inseln enthält, etwa von der Mitte zwischen dem elften und zwölften Ganglion bis zu der Mitte zwischen den beiden nächsten reicht, daher er etwa mit dem zweiten Viertel des Geschlechtsorgans zusammenfällt. Kopfwärts sinkt die Dichtigkeit schnell, schwanzwärts weit langsamer ab. Eine grosse Anzahl dieser Knötchen haftet unmittelbar an der Wand der Venen, die hier das Gewebe zwischen Leibeshöhlenepithel, Urnieren und Aorta wild zerklüften: sie lagern sich in die Buchten und Halbinseln hinein, so dass sie oft fast allseitig von dem Inhalte dieser weiten Bluträume umspült werden. Immer jedoch scheidet sie das intakte Endothelhäutchen von der unmittelbaren Berührung mit dem Blutstrom.

Schon bei diesem Embryo begannen cytologische Veränderungen, die streng genommen bereits in den Bereich der Histiogenesis gehören: der weitere Ablauf dieser Erscheinungsreihe soll im folgenden nicht berücksichtigt werden, denn zu einem abgerundeten Bilde dieser Periode gehören Embryonen, die nach den verschiedensten Methoden fixiert wurden.

Es sollen nur die organogenetisch wichtigen Weiterbildungen erwähnt werden, die ihrem Ende noch recht fern sind.

Die nächstgrosse *Schildkröte* (*k*)<sup>1)</sup> weist bereits starke Rückbildung des Vornierenglomus auf; er liegt zwischen dem fünften und sechsten Spinalknoten und füllt diesen Raum eben aus. Die Arteria omphalo-mesenterica entspringt mit zwei starken Wurzeln zwischen dem neunten und zehnten und dem zehnten und elften Spinalknoten, sie ist von dem Zusammenfluss der Aortawurzeln nur 1,6 mm entfernt. Eine minimale Nachnierenknospe ist aufgetreten, die bis zum Spinalknoten 18 rostralwärts reicht.

---

<sup>1)</sup> Dieser Embryo, sowie *Emys h* und *i* gelangten erst nach Abtrennung des Kopfes in den Besitz des anat.-biol. Instituts.

Die Zellenhaufen beginnen zwischen dem achten und neunten Ganglion, eine kurze Strecke vor dem Wurzelgebiete der Arteria omphalo-mesenterica, und reichen bis in die Gegend des fünfzehnten Spinalknotens caudalwärts, bis zu dem Schwanzende der Keimleiste, die sich nur bis zum elften Knoten rostralwärts erstreckt. Es beginnen die einzelnen Haufen bei diesem Embryo bereits stellenweise zu grösseren Inseln zusammenzufließen, im übrigen ähneln sie nach Bau und Anordnungsweise durchaus dem eben beschriebenen.

Das nächste Objekt *Emys* (VIII) bildet eine 14,0 mm messende Schildkröte. — Es ist seinem Aussehen nach etwas älter als der Embryo von *Trionyx japonicus*, den Keibel nach Mitsukuri in Hertwigs Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwicklungslehre, Bd. 1, T. 2, S. 92, auf Fig. 35 g abgebildet hat.

Die Linse liegt noch immer in einem kleinen Bezirke der Epidermis an, ein schwacher, auf dem Schnitte sichelförmiger Spalt trennt Vorder- und Hinterwand. In der Retina ist die Schichtenfolge jetzt deutlich sichtbar. Der Augens tiel ist solide. Das Gehörorgan<sup>1)</sup> zeigt sämtliche Teile des häutigen Labyrinthes fertig gebildet sowie bereits den Beginn der Resorptionsprozesse. Die Vorniere besitzt jederseits zwei Ostien und einen nur kurzen freien Glomus im Bereich des sechsten Spinalganglions. Die Urniere weist keine beträchtlichen Rückbildungen auf, die Nachnierenknospen sind mächtiger geworden und ragen als dichtzellige Blasteme vom Schwanzende der Keimleiste bis zur Mitte zwischen fünfzehnten und sechzehnten Spinalganglion rostralwärts. Die Keimfalte springt weit in das Coelom vor und hängt mit der Urniere durch einbreitbasiges Aufhängeband zusammen, sie reicht vom zehnten bis sechzehnten Spinalganglion. Der Ursprung der Arteria omphalo-mesenterica liegt in der Gegend des neunten Spinalknotens, 1,3 mm distalwärts vom Zusammentritt der Aortenwurzeln.

Der Archipel der Epithelknötchen beginnt links in der Höhe des neunten Spinalganglions unmittelbar hinter, rechts etwas vor dem Abgang von Omphalo-mesenterica mit einzelnen, in weiten Zwischenräumen verstreuten Inselchen. Ihre Masse und Grösse nimmt rasch

---

<sup>1)</sup> Rabinowitsch, a. a. O. S. 15.

zu und erreicht ihren Höhepunkt etwa auf der Strecke zwischen dem zehnten und elften Ganglion; hier finden sich einigermassen grosse, zusammenhängende Zellenkomplexe vor. Bis zum zwölften Paare hält sich die Dichtigkeit etwa auf der gleichen Stufe, um von hier an schwanzwärts rasch abzusinken, daher man zwischen dem dreizehnten bis zum sechzehnten Paare hin nur wenige und kleine Körperchen vorfindet. Die Maximalzone entspricht etwa dem cranialen Drittel der Keimleistenanlage.

Histologische Veränderungen gegen den vorigen Embryo sind nicht festzustellen: der gesamte Raum zwischen Urniere und Keimleiste lateralwärts, Aorta dorsalwärts, Gekrösewurzel und dorsalen Leibeshöhlenwinkel ventralwärts füllen ausserordentlich weitbuchtige Venenräume aus, die durch zartes Gallertgewebe voneinander getrennt sind, und unmittelbar an der Venenwand liegen im Stützgewebe zerstreut die Inseln ohne jede Hülle, sei es bindegewebiger Natur, sei es eine basale Grenzmembran. Oft erfüllt eine Insel völlig den Zwischenraum zweier Gefässe: sie wird dann unmittelbar auf beiden Seiten von deren Endothelien bekleidet. Man trifft nicht eben häufig auf transversalen Schnitten grössere Komplexe, sondern meist kuglige oder eiförmige kleine Haufen an: erst die graphische Rekonstruktion lehrt die Verteilung der grösseren Massen erkennen, da diese in der weitaus grössten Mehrzahl der Fälle strangförmig in sagittaler Richtung das Gewebe durchziehen.

Als besonders bemerkenswerter Befund verdient betont zu werden, dass das vorderste Körperchen der linken Knospenreihe noch unmittelbar dem Coelomepithel anliegt, allerdings bereits durch eine Lage platter Endothelzellen gegen die Leibeshöhle abgegrenzt wird. Es verhartet dieses Körperchen, wenn auch nicht in seiner primären Kontinuität, so doch nahezu in seiner primären Lage, und hat die Wanderung dorsalwärts mit seinen caudalwärts gelegenen Brüdern nicht mitgemacht. Der Zwischenraum, der dieses Körperchen vom nächstfolgenden trennt, das bereits den Lagewechsel vollzogen hat, beträgt 80  $\mu$ . Ebenso hat sich der am meisten proximalwärts gelegene Haufen der andern rechten Körperhälfte um um wenige — 10  $\mu$  — über das Niveau des Coelomepithels erhoben.



Embryo *Emys h*<sup>1)</sup> besitzt nur noch einen kurzen Glomus der Vorniere, der den Raum zwischen dem sechsten und siebenten Spinalknoten nicht mehr ganz ausfüllt. Urniere und Keimleiste sind mächtige Gebilde, diese ragt vom elften bis zum siebzehnten Spinalknoten. Die Nachniere hat bereits in ihrem Wachstum die rostrale Grenze des fünfzehnten Spinalganglion erreicht. Die Arteria omphalo-mesenterica ist hier schon ein recht unansehnliches Gefäss, sie verlässt die Aorta mit einer Wurzel zwischen dem neunten und zehnten Spinalknoten, diesem näher als jenem, nur noch 0,9 mm vom Zusammenfluss der Aortawurzeln entfernt. Die Anlage der Carapax misst 5 mm gerade Länge.

Die rostralen Epithelhaufen liegen im Bereiche des neunten Knoten, kurz vor dem Austritt der Omphalo-mesenterica. Diese sowie die nächsten Nachbarn in der Kette zeichnen sich durch ihre regelmässige rundlich-kuglige oder walzenförmige Gestalt und ihre Grösse aus, sie liegen dicht dem Malpighischen Körperchen der Urniere an. Auch weiter caudalwärts in der Reihe gesellen sich ihnen recht umfangreiche Inseln zu, die hier im Gegensatz zu dem rostralen ein vakuolisiertes Plasma mit grosser Deutlichkeit zeigen. Das Schwanzende der Haufenfolge entspricht etwa der Mitte der Keimdrüsenanlage, dem dreizehnten Spinalknoten.

Stets liegen die Zellenmassen innig dem Venennetze an, das den Raum zwischen Aorta, Gekrösewurzel und Urnieren durchzieht.

Die nur um wenig ältere *Schildkröte i*<sup>1)</sup> hat in der Weiterbildung der Zellenhaufen wesentliche Wandlungen erfahren. Der Glomus ihrer Vorniere liegt in der Gegend des achten Spinalganglion und nimmt an Länge kaum drei Vierteile des Abstandes zwischen zwei aufeinanderfolgenden Spinalknoten ein, gemessen von der Mitte zur Mitte. Die Nachniere ist etwas gewachsen und reicht bis zum vierzehnten Ganglion rostralwärts. Der Abstand des Zusammenflusses der Aortawurzeln vom Abgange der Omphalo-mesenterica, die sich kurz vor dem zehnten Knoten abzweigt, beträgt nur noch 0,55 mm. Genau an diesem Punkte liegen die mächtigen rostralen kugligen

---

<sup>1)</sup> S. Anm. S. 209.

Zellenmassen, rechts zwei, links nur eine an der Zahl. Sie schmiegen sich aufs innigste dem Malpighischen Körper der Urniere an, so dass sie bei unbefangener Beobachtung als integrierende Mesephrosbestandteile erscheinen (Abb. 9). In kurzem Abstände folgen in der Reihe nicht ganz so grosse, aber ähnlich gestaltete Haufen, die in der Höhe etwa dem elften Ganglion und dem Beginne der Keimleiste entsprechen. Den Raum der Knoten 12 und 13 bis zum vierzehnten hin, bis zur Mitte der Keimdrüsenanlage, nimmt nur eine im wesentlichen zusammenhängende Insel mit unendlich reich gegliederter Küste ein, umschwärmt von einer Unzahl kleiner Zellenhaufen: erst die graphische Rekonstruktion gewährt einen Einblick in die wahre Gestalt dieses Körpers, dessen Halbinseln und Buchten noch deutlich den Zusammenfluss aus vielen ehemals selbständigen kleinen Inseln erkennen lassen.

*Schon auf diesem Stadium gestatten Form und Lage die Identifizierung dieses Gebildes mit dem als Zwischenniere oder Rindensubstanz der Nebenniere bekannten Körper.*

Der nächste Schildkrötenembryo der Reihe, *Emys g.*, ähnelt in seinem Äusseren dem von *Trionyx japonicus*, den Keibel auf Fig. 35 h in Hertwigs Handbuch der vergl. u. exp. Entwicklungslehre d. Wbt. Bd. I, T. 2, S. 92 abgebildet hat. Sein Auge ist vollkommen fertig gebildet, das Gehörorgan von Knorpel eingehüllt. Der Vornierenglomerus ist ein ganz minimales Gebilde von etwa 100  $\mu$  Länge; Zusammenfluss der Aortawurzeln und Ursprung der Omphalo-mesenterica haben sich auf 0,4 mm genähert, diese verlässt die Aorta kurz hinter dem neunten Spinalknoten. Der Metanephros ist zu einem grossen Körper herangewachsen, der bis zum dreizehnten Ganglion rostralwärts reicht und sich der Urniere dorsalwärts auflagert. Die Keimleiste, die mehr und mehr auf den ventro-medialen Umfang des Mesonephros hinaufrückt, reicht vom rostralen Umfange des zehnten bis zur Mitte des fünfzehnten Knotens. Genau zugleich mit ihr erscheint in der Schnittreihe die Zwischenmiereninsel, die vielfach gezackt und vorgebuchtet bis zu ihrer Mitte reicht; doch schliessen sich ihr überall, besonders aber nach ihrem caudalen Ende hin als eine Fortsetzung gewissermassen bis zum vierzehnten Ganglion eine Zahl kleiner Inselchen gleichen Charakters an. Auch ihre rostrale Spitze ist von

derartigen kleinen Gebilden umgeben, doch von grossen, massigen, cranialwärts gelegenen Körpern wie bei dem vorigen Embryo ist nichts zu entdecken. In den histiologischen Beziehungen zur Umgebung, sowie im feineren Bau sind grobe Umwandlungen nicht zu verzeichnen.

Leider gestattet der schlechte Erhaltungszustand der drei in der Reihe folgenden Embryonen (IX, X, XI) von 16, 17 und 19 mm, von der Schnauzenspitze bis zu dem Ende des Carapax gemessen, der seinerseits 8, 8,5, 9,5 mm lang ist, nur eben noch die Feststellung der gröberen morphologischen Verhältnisse der Zwischenniere, bei den nächst älteren von 24, 26, 28, 30, 32 mm Länge (XII—XVI) hat sie bereits die endgültige Gestaltung völlig erreicht. Aus diesen Stadien sollen an dieser Stelle nur die organogenetisch wichtigsten Punkte kurz zusammengefasst berichtet werden: denn der weitaus überwiegende Anteil der Veränderungen fällt in das histiogenetische Gebiet.

Die Längenausdehnung des Organes sinkt ständig auf immer niedrigere Werte: nicht nur in Relationen zu andern Körperteilen, sondern auch in absolutem Masse ausgedrückt. Die Zwischenniere nimmt bei Emys Nr. X (17 mm) den Raum von drei, bei Emys Nr. XI (19 mm) von zwei, bei Emys Nr. XII (24 mm, Carapaxlänge 15 mm) von etwa einem und einem Drittel, bei Emys XIII (26 mm, Carapaxlänge 17 mm) von drei Viertel, bei Emys XIV (28 mm, Carapaxlänge 17,5 mm) von nicht ganz einem halben Körperabschnitte ein — gemessen von der Mitte des einen bis zur Mitte des nächstfolgenden Spinalknotens der zugehörigen Embryonen. Sie misst bei X 1,35 mm, bei XI 1 mm, bei XII 0,985 mm, bei XIV 0,42 mm in der Längsrichtung. Bei XII und XIV schwanken die beiden anderen grössten Durchmesser etwa um die Werte  $\frac{1}{4}$  bis  $\frac{1}{3}$  mm. Die beiden ältesten Embryonen der Reihe, Nr. XV von 30 mm Länge (Carapax 18 mm lang) und Nr. XVI von 32 mm Länge (Carapax 22 mm lang), zeigen die Zwischennieren vergrössert, bei jenem auf die Länge von 1 mm, bei diesem von 0,8 mm.

Das Organ reicht bei X von der Mitte zwischen dem neunten und zehnten bis zur Mitte zwischen dem zwölften und dreizehnten Ganglion, bei XI von der Mitte des elften bis zum caudalen Ende

des dreizehnten Knotens, doch ist bei diesem letzten Embryo die Topographie der Baueingeweide gestört, denn die Leber liegt infolge einer Verletzung oder Zerrung zum Teil ausserhalb der Leibeshöhle.

Die Syntopie der Zwischenniere hat sich gewaltig umgestaltet, vorzüglich infolge des Wachstums der Nachniere, deren Kopfende sich allmählich immer weiter cranialwärts verschiebt und bei Emys XII bereits das proximale Ende des Interrenalorgans, bei Emys XIV auch das der Geschlechtsdrüse überholt hat. So kommt die Zwischenniere recht eigentlich ventralwärts vom Metanephros, dorsalwärts von der Anheftung des Keimdrüsenbandes zu liegen, ändert ihre Lage zur Urniere indessen nicht, die in diesen Stadien gleichsam wie ein Keil von lateralwärts her Nachniere und Geschlechtsdrüse auseinanderpreizt.

Das Missverhältnis in der Grösse zwischen Keimdrüse und Zwischenniere wird immer mächtiger. Noch bei Emys VIII gab diese jener an Längenausdehnung nur wenig nach, um bei XII etwa die Hälfte, bei XIV etwa ein Drittel ihres Bereiches einzunehmen. Immer sind es im Durchschnitt die Mittelpartien des Keimorganes, denen sich die Zwischenniere anlagert.

Der Aufbau des Organes bei den älteren 24 und 28 mm langen Emysembryonen ist im wesentlichen der gleiche. Der Beschreibung zugrunde gelegt ist der Befund von Emys XV: drei bis vier zellentiefe Balken, vom Endothel der Blutgefässe unmittelbar bekleidet, dort, wo solche ihnen nicht anliegen, durch eine feine Basalmembran deutlich abgegrenzt, wirren sich in vielfach verschlungenen Schleifen durcheinander. Nur an den Enden kann man ganz isolierte Ballen zuweilen wahrnehmen. Die Zellengrenzen sind nicht sichtbar, die Kerne liegen ohne deutlich erkennbare Ordnung in den Strängen, sie sind je nach der Ansicht, in der man sie erblickt, entweder ellipsoidisch oder rund, enthalten meist ein, oft zwei bis drei Nucleolen und eine grössere Anzahl feiner Chromatinbröckchen. Histologisch ist die Zwischenniere von allen Organen der Umgebung aufs schärfste getrennt.



#### IV. Literatur über die Entwicklung der Nebenniere der Reptilien.

Beobachtungen über die Entwicklung der Nebenniere bei Reptilien haben Rathke [67], Braun [14, 15], Weldon [94], v. Mihalcovics [53], C. K. Hoffmann [36] und jüngst Soulié [79] in seiner schönen, umfangreichen Arbeit über die Entstehung der Nebenniere bei den höheren Wirbeltieren veröffentlicht.

Rathke findet die erste Spur der Nebenniere bei der Natter nach Beginn der dritten Entwicklungsperiode bei Embryonen von mehr als 40 mm Länge<sup>1)</sup> zu beiden Seiten dicht an der Aorta zwischen ihr und der vorderen Hälfte der Wolffschen Körper; sie liegen weit vor den Nieren. „Die für eine jede von ihnen bestimmte Substanz erscheint zum grössten Teil als ein dünner Streifen, der nach einiger Zeit vorn am dicksten ist, hinten aber spitz ausläuft. Zum Teil jedoch stellt sie mehrere auf jenen Streifen folgende sehr kleine Häutchen dar, die sich wie überhaupt die Substanz der Nebenniere schon früh durch ihre gelbliche Farbe bemerklich machen, in einer Reihe nebeneinander liegen und verschiedentlich grosse Zwischenräume zwischen sich lassen. Diese Häufchen nehmen auch nur sehr wenig (S. 159) an Grösse zu, indessen der übrige Teil der Nebenniere, ohne seine früheste Form auffallend zu verändern, sich ziemlich stark vergrössert.“ Später wächst das Organ weiter, und seine schwach ockergelbe Farbe wandelt sich in eine goldgelbe um.

Braun lässt die Anlagen bei 15 Tage alten *Lacertae agiles* auftreten, nachdem ventral von der Aorta die Anlage der Vena cava inferior oder weiter schwanzwärts die beiden Venae cardinales posteriores erschienen sind. Sie werden in der Wand dieser Venen als Anhäufungen dicht gelagerter Kerne sichtbar, die sich buckelartig in die Lichtung vorwölben und ununterbrochen in der ganzen Ausdehnung der Ureierfalte hinziehen, die kontinuierlich in die Elemente des umgebenden Stützgewebes übergehen, nicht aber von irgend welchen Teilen des Urogenitaltrakts abstammen.

<sup>1)</sup> Die Länge der Frucht am Ende der zweiten Periode beträgt 19–21 Linien = 38,5–43 mm.

„Die Anlage der Nebenniere kommt öfters so sehr in die Nähe der von der äusseren Kapsel des Malpighischen Körperchens abstammenden Segmentalstränge, dass man mitunter an einen Zusammenhang zwischen Nebenniere und Segmentalstrang glauben möchte“ (S. 23). Braun erklärt diese Bilder für Täuschungen, die durch schräge Schnitte vorgespiegelt würden: die Nebennierenanlage trete vor den Segmentalsträngen auf. Gegen Ende des Embryolebens verfetten bereits die Stränge der Zwischenniere. Von den übrigen Saurier-Embryonen lagen Braun nur wenige Entwicklungsstadien vor. Sowohl bei *Platydictylus facetanus* (13 mm lang), *P. fasciatus* und *Phyllodactylus europaeus* als bei *Anguis fragilis* liegt das Interrenalorgan zwischen Vena cava oder einem ihrer Äste und dem Segmentalkanälchen im embryonalen Stützgewebe.

von Mihalcovics leitet die Anlage der Nebenniere von einer Wucherung des Coelomepithels am proximalen Ende der Keimleiste und längs deren oberen Drittels oder Viertels ab. Die Nebennierenstränge hängen teils mit den Sexualsträngen — so nennt er Brauns Segmentalstränge — zusammen (Tafel VIII, Abb. 171, *Lacerta agilis* von 19 mm), teils sind sie von diesen getrennt (*Lacerta agilis* von 12 mm, Tafel VIII, Abb. 164 und von 16 mm Tafel VIII, Abb. 170). Die Stränge sind manchmal in direktem Zusammenhange mit den Malpighischen Gefässknäueln, doch trennt beide immer eine scharfe Grenze. In der „gemischten Zone“ längs des proximalen Drittels der Keimfalte werden beide Arten von Strängen, Nebennieren- und Sexualstränge, gebildet, rostralwärts nur Nebennierenstränge, distalwärts nur Sexualstränge. Diese treten plötzlich auf durch Zusammenlagerung der Nachkommen epithelialer Elemente, die vorher das Gewebe infiltriert haben, sind also mittelbare Abkömmlinge des Epithels, jene sprossen direkt aus dem Epithel hervor: diese Tatsache, die Gleichheit der Quelle beider, erkläre ungezwungen den Zusammenhang in der „gemischten Zone“; er werde später durch Blutgefässe und Stützgewebe durchtrennt.

Von der Natter bildet der ungarische Forscher zur Verdeutlichung des direkten Ursprungs der Nebennierenstränge einen Schnitt durch den proximalen Teil der Urniere eines 8,0 oder 8,5 cm langen Embryo

ab (Tafel VIII, Abb. 169; Textfigur 1, S. 222); eine dichte Zellenmasse steigt vom Coelomepithel an der medialen Seite der Urniere entlang dorsalwärts; den ventralen Teil des Gebildes nennt er den Sexualstrang, den dorsalen den Nebennierenstrang. Bei 12 bis 13 cm langen Nattern sondern sich beide voneinander.

Weldon hat im Gegensatz zu den andern Beobachtern schon zu ausserordentlich früher Zeit, bei Mauereidechsenembryonen mit 20 oder 21 Urwirbeln, die erste Anlage der Zwischenniery zu erkennen geglaubt (Textfigur 3, S. 227). Er führt sie gemeinsam mit der Anlage des Hodennetzes auf eine Wucherung des medialen Umfanges der Ürnierenglomerulus zurück, die bei Früchten mit 23 (oder 24) Somiten, von 4,5 mm Länge sich vergrössert zeigt, und ventralwärts ohne jede Trennungslinie in die Samenkanälchen-Anlage übergeht (Textfigur 5, S. 229). Derartige Sprossen entwickeln sich an allen Glomeruli craniocaudalwärts auf der ganzen Strecke des Mesonephros, die mit der Keimfalte zusammenfällt, und noch an einem oder zweien kopfwärts von ihrem proximalen Ende. Bei 8 mm Länge wird erst ein Unterschied zwischen den beiden Anlagen kenntlich: die dorsalwärts vom Ausgangspunkte der Wucherung gelegenen Teile gehen in die Nebenniery auf, und die ventralwärts angehäuften Zellenmasse, die sich in die Keimleiste hinein erstreckt, wird zum Hodennetz. 10 mm lange Embryonen zeigen die ersten histiologischen Unterschiede; stets ist das Venenendothel scharf gegen die Anlage abgegrenzt. Noch bei 13 mm ist der Zusammenhang sichtbar, bei 18 mm sind beide vollkommen gesondert und die Bildung abgeschlossen. Brauns Ansicht vom Ursprunge aus der Venenwand teilt Weldon nicht, ebensowenig seine Deutung der Auswüchse als Samenkanälchen: was sollten, fragt er, deren Anlagen rostralwärts der Keimdrüsengegend wohl bedeuten?

C. K. Hoffmann schloss sich der Ansicht Weldons völlig an: bei sehr jungen *Lacerta agilis*-Embryonen entsendet, sobald die Ureierfalte deutlich entwickelt ist, der Teil der Wand des Malpighischen Körperchens der Urniery, der dem Ansätze des Halses gegenüberliegt, einen soliden zelligen Fortsatz, der sich alsbald in einen viel mächtigeren dorsalen Ast — die Anlage der Zwischenniery — und in einen ventralen Zweig gabelt, der in die völlig indifferente Keimdrüse hinein-

wächst; dieser liefert beim Männchen die Tubuli seminiferi und Vasa efferentia und löst sich beim Weibchen im Ovarialstroma auf. Er gibt von einem „noch jungen“ und einem „älteren“ Embryo (Tafel XVIII, Abb. 18; Tafel XVII, Abb. 18) erläuternde Abbildungen, auf denen man von der Keimfalte sich eine hohe Zellsäule erheben sieht (Textfigur 4, S. 228): ihre Spitze reicht nahezu bis zur Aorta. Caudalwärts, dort wo Malpighische Körperchen erst spät oder gar nicht auftreten, gehen von den blind geschlossenen Enden der Urnierenkanälchen Fortsätze ab, die sich genau wie sie vorderen verhalten. Doch reichen sie nicht bis in die am meisten schwanzwärts gelegenen Teile der Keimfalte. Rostralwärts von ihrem Kopfe finden sich später noch an drei oder vier Malpighischen Körperchen Fortsätze, die sich aber nicht teilen, sondern dorsalwärts umbiegen und nur Zwischenniere liefern, während in früherer Zeit diese ebensoweit nach vorn reichte, wie die Geschlechtsdrüsenanlage.

Es bilden sich später sowohl die Geschlechtsleiste wie die dorsalen und ventralen Zweige der Kapselfortsätze zurück. „Die Tatsache, dass die Anlage der Geschlechtsdrüsen und die mit diesen eng verknüpfte Bildung der Nebennieren bei jungen Embryonen sich über eine viel grössere Zahl von Somiten erstreckt als in späteren Stadien, deutet wohl darauf hin, dass beide phylogenetisch eine viel grössere Ausdehnung besessen haben, als bei den jetzt lebenden Eidechsen der Fall ist“ (S. 284). Genitalkanäle und Nebennierenstränge trennen sich erst spät; wann, ist nicht möglich zu sagen. Sie hängen noch kontinuierlich zusammen, wenn das Geschlecht schon erkennbar ist.

Souliés Entwicklungsreihe beginnt mit 6 mm langen Mauereidechsenfrüchten, die eine einheitliche 0,5 mm lange Rindenanlage längs des rostralen Teiles des Mesonephros besitzen. Das Kopfe der Keimleiste liegt etwa 50—60  $\mu$  dorsalwärts von dem der Zwischen-niere. Bei einem dieser Embryonen war das Vorderende mit dem Coelomepithel in Zusammenhang. Weiter caudalwärts hängen in regelmässigen segmentalen Abständen Anlage und Keimleiste miteinander zusammen; nur eine leichte Einschnürung bezeichnet die Grenze zwischen ihnen, an den andern Stellen trennen die Venulae efferentes die beiden Blasteme voneinander.



Die Anlagerung an die Mesonephrosglomeruli ist so innig, dass nur bei starken Vergrößerungen und an der intensiven Färbung der Rindenzellen eine Sonderung durchzuführen ist. Später (*Lacerta muralis* von 7,5 mm) werden die Beziehungen zur Urniere lockerer, zu den Venen inniger; zu der Keimleiste sind sie in der distalen Hälfte noch erhalten. Bei 9 mm langen Früchten wird die Nachbarschaft zu den Glomeruli und Tubuli wieder sehr innig, ihre Lage am oberen Drittel des Wolffschen Körpers ändert sich nicht. Die weiteren Umwandlungen bei 10 mm langen Tieren bestehen in der vollkommenen Trennung von der Keimdrüse und bei den ältern 12, 15, 20 mm langen Eidechsen in der Umprägung in die Gewebeform des erwachsenen Tieres.

Die Angaben von Rathke [68] und Wiedersheim [97] über die Hydrosaurier sind auf S. 195 u. 196 erwähnt.

#### V. Kritik der fremden und eigenen Befunde.

Abgesehen von den älteren Schilderungen Rathkes über die Crocodilier und den spärlichen Angaben von v. Mihalcovics über die Ringelnatter (*Tropidonotus natrix*) bildet den Gegenstand aller dieser Untersuchungen das Genus *Lacerta*: Braun, v. Mihalcovics und C. K. Hoffmann haben die Zauneidechse (*L. agilis*), Weldon und Soulié die Mauereidechse (*L. muralis*) verwandt. Nur Braun hat einzelne Stadien aus der Genese von der Blindschleiche (*Anguis fragilis*) und den Geckonen (*Platydictylus*, *Phyllodactylus*) beschrieben.

Trotz des fast einheitlichen Materials, das allen Forschern vorlag, weichen ihre Meinungen über *Ort, Art und Zeit der Zwischen-nierenbildung* in hohem Grade voneinander ab, wenn sie sich auch — allein mit Ausnahme von v. Mihalcovics — zu der Anschauung des heterogenen Ursprunges der Nebennierenrinde und des Nebennierenmarkes bekennen. In diesem kleinen Kreise finden nahezu sämtliche verschiedenen Ansichte über die Abkunft der Zwischen-niere ihre Vertreter.

Im *Stützgewebe*, das die grossen Bauchvenen, die Vena cava inferior und die Venae cardinales posteriores umhüllt, sieht Braun die Quelle des Organes. Alle übrigen Beobachter halten an der *epithelialen*

Abstammung der Rinde, an der Herkunft aus dem *Mesoderm*, fest. Nach v. Mihalcovics und Soulié entstammt sie *direkt* dem *Peritoneal-epithel*; Weldon und C. K. Hoffmann leiten sie mittelbar vom Mesoderm, von den *Epithelien der Malpighischen Körperchen der Urniere* ab.

Während für die Anhänger der Theorie des mesonephrischen Ursprungs die *Vielzahl* und die *regelmässige Ordnung* dieser Reihe der „ersten Anlagen“ ein logisches Postulat darstellte, kennen Braun und Soulié im grossen ganzen nur eine einheitlich paarige, symmetrische Anlage, nur v. Mihalcovics spricht von zahlreichen Nebenierensträngen.

Am meisten springen aber die zahlenmässigen Abweichungen über den *Zeitpunkt* der ersten Anlage in die Augen.

Die Angaben von Weldon auf der einen Seite — etwa 4 mm — und v. Mihalcovics auf der andern — 12 bis 16 mm — lassen sich durch Artunterschiede kaum erklären und ebensowenig die Masszahlen des ungarischen Forschers für die Natter — 8 cm — durch Ordnungsunterschiede.

Rathkes und Souliés Angaben kommen für „erste Anlagen“ nicht in Betracht, C. K. Hoffmann gibt keine genauen Zahlen an.

Es kann nun nicht die Aufgabe sein, an der Hand der Ergebnisse der Untersuchungen eines so abweichenden Reptils, wie der Schildkröte, eine *Entscheidung* der strittigen Punkte der Lepidosaurierentwicklung zu versuchen: um jedoch zu einem einigermaßen abgerundeten Bilde der Genese des Interrenalorganes bei den Reptilien zu gelangen, müssen die Eidechse und Natter zum Vergleich herbeigezogen und zu diesem Ende die Grundlagen der Anschauungen über die Entstehung ihrer Zwischenniere, genau so wie für die Schildkröte, einer kritischen Sichtung unterzogen werden.

Zuvörderst ist die Erörterung der *Zeitangaben für das erste Auftreten der Zwischenniere* geeignet, in das Wirrsal einige Klarheit zu bringen; hierbei bleiben naturgemäss ohne weiteres Rathkes Zahlen aus dem Spiel.

Es ist schon früher betont worden [62], wie viel gerade für die Genese der Zwischenniere die scharfe Fassung des Begriffes

„erste Anlage“ bedeute. Es ist ferner auf die Länge des Zeitraumes hingewiesen worden, in dem im morphologischen Sinne „erste“ zum Unterschiede von den zeitlich frühesten, den initialen oder Frühknospen, als tardive oder Spätknospen bezeichnete Anlagen gefunden worden sind.

Dass diese Erweiterung aber nicht ohne weiteres bis auf Natterembryonen von 8 cm Länge ausgedehnt werden darf, die ihre organogenetische Ausbildung längst vollendet haben, liegt auf der Hand; ist sie doch mit den Ergebnissen der vergleichenden Embryologie im allgemeinen, unter denen eine solche Erscheinung ganz vereinzelt

dastände, und Beobachtungen an der Kreuzotter (*Pelias berus*) insbesondere schwer zu vereinen, die schon auf viel jüngeren Entwicklungsstadien, bei einer Länge von 52 mm, eine in allen wesentlichen Zügen vollkommen fertig ausgebildete Nebenniere besitzen. Ganz abgesehen davon, dass man in den Darlegungen und Zeichnungen des ungarischen Forschers nur die Behauptung findet, dass der dorsale (mit *srn* bezeichnete) Teil der Zellensäule (Textfigur 1), die breit von der Keimleiste entspringt, eine „erste Anlage“ der Zwischen-niere darstelle, aber nicht den Schatten eines Beweises, dass sie es wirklich sei und dass sie einer direkten Wucherung

des Coelomepithels ihren Ursprung verdankt. Genau das gleiche gilt mutatis mutandis für seine Beobachtungen an der Eidechse.

Ebenso ist — und das hat schon Weldon richtig erkannt und betont — eine fünfzehn Tage alte *Lacerta agilis*, bei der Braun die ersten Spuren der Anlage zu finden vermeinte, ein bei weitem zu alter Embryo, um noch eine „erste Anlage“ in unveränderter Gestalt erwarten zu dürfen.

C. K. Hoffmanns Schilderungen leiden an der mangelhaften Zeitbestimmung: sobald die Geschlechtsfalte deutlich ist, sollen nach seiner Darstellung die Sprossen aus den Malpighischen Körpern her-



Fig. 1.

Anlage der Zwischen-niere (*srn*) von einem 80 mm langen *Tropidonotus natrix* nach v. Mihalcovics.

*rme* = Gekrösewurzel, *tw* = Urnierenkanälchen, *gm* = Glomerulus, *cs* = Keimleiste, *ao* = Aorta.

vorwachsen, dann aber beziehen sich seine Beobachtungen, nach den Abbildungen Weldons zu urteilen, auf sehr viel ältere Stadien als die, bei denen dieser Forscher den Knospungsvorgang beschrieben und abgebildet hat. Schon aus diesem Grunde dürften einige Zweifel erlaubt sein, ob beiden Autoren identische Bilder vorgelegen haben; sicherlich stellen aber dann C. K. Hoffmanns Abbildungen auf Tafel XVII 18, XVIII 18 (Textfigur 4, S. 228) nicht jüngste Stadien der Rindenentwicklung dar. Zu Weldons Zeitangaben würde die Beobachtung von Soulié einigermaßen passen, der bei 6 mm langen *Lacertae murales* Bilder fand, die — wie er selbst hervorhebt — ein schon weit fortgeschrittenes Entwicklungsstadium der Zwischenniere und eine ausgebildete Geschlechtsfalte zeigen; er vergleicht sie mit den Bildern von Mihalcovics von 17—19 mm langen Embryonen.

Es erhellt aus diesen Erörterungen, dass, einzig mit Ausnahme der Beobachtungen von Weldon und vielleicht von Hoffmann, sämtliche Literaturangaben sich auf Stadien beziehen, bei denen eine „erste Anlage“ auch bei noch so weiter Fassung des Begriffes nicht mehr erwartet werden kann; demnach entbehren sie aller Beweiskraft für die aus ihnen geschöpften Meinungen; zu Recht bestehen würde allein danach die *mesonephrische Ableitung* der Zwischenniere.<sup>1)</sup>

---

<sup>1)</sup> An der Hand der inzwischen erschienenen Normentafel für die Entwicklung der äusseren Körperform der Zauneidechse von Peter, die eine recht schmerzlich und häufig empfundene Lücke unserer Kenntnisse in vollendeter Weise ausfüllt, können die Literaturangaben noch leichter auf ihr Missverhältnis zueinander geprüft werden. Leider bringt Peter selbst, wie dies die Natur der Normentafel bedingt, keine Angabe über Form und Ursprung der Zwischennierenanlage; er scheint sie mit den Segmentalsträngen aus einer Quelle herzuleiten und vermerkt sie zuerst (Tab. 92) bei einem Embryo von 3,6 mm (in der oben für Emys angewandten Messweise ergibt der ebenso alte Embryo der Fig. 22 eine Länge von etwa 8 mm) grösster Länge, mit ungefähr 47 Urwirbeln. Der Linsenhohlraum ist auf dem Schnitte sichelförmig, der Augensiel noch hohl, Pigment ist in der Netzhaut noch nicht vorhanden. Das Gehörorgan besitzt einen scharf abgesetzten Ductus endolymphaticus und schwache Ausbuchtungen. Drei Schlundtaschen sind offen, zwei geschlossen. Die Wollfschen Gänge münden in die Kloake, das Keimepithel ragt etwas vor.

Ein Embryo mit 20 Urwirbeln, bei dem Weldon die Anlage des Segmentalstranges, implicite also auch der Zwischenniere zu finden meinte, besitzt (laut Tab. 62 von Peter) ein dickes, gering eingestülptes distales Blatt der Augenblase, eine nicht eingebuchtete Linsenverdickung, eine weit offene Hörgrube. Zwei Schlundtaschen sind mit dem Ectoderm verschmolzen, die erste beginnt einzureissen, die



Zum besseren Verständnis dieser Theorie muss auf die Ansichten eingegangen werden, die sich ihre Vertreter über die Genese der Urogenitalverbindung gebildet haben.

Das Bindeglied zwischen dieser und dem Interrenalorgan ist das bekannte primär segmentale Y-förmige Zellenstrangsystem, das mit seinem dorsolateralen Aste zu der Kapsel des Malpighischen Körperchens der Urniere oder der Wand eines ihrer Kanälchen, mit seinen ventralen zur Keimleiste strebt, während sein dorsomedialer Zweig zur Zwischenniere führt (Textfigur 2). Das Wirrsal der Vorstellungen kennzeichnet nichts besser, als die Menge der verschiedenen Namen, die diese Gebilde im Laufe der Zeit erhalten haben. Als übersichtlichste Bezeichnungsweise soll im Anschluss an Semons [72, 73] für die Amphibien eingeführte Namengebung *Segmentalstrang* für den dorsolateralen, *Zwischennierenstrang* für den dorsomedialen, *Sexualstrang* für den ventralen Ast gebraucht werden.

Brauns Segmentalstrang, C. K. Hoffmanns Geschlechtsstrang, Genitalkanal oder Geschlechtskanal, v. Mihalcovics' Keimdrüsen- oder Sexualstrang bedeuten dann die zu einer Einheit zusammengefassten dorsolateralen und ventralen Schenkel, oder Segmentalstrang plus Sexualstrang.

---

dritte ist kaum angelegt. Segmentalbläschen sind vom siebenten Urwirbel an entwickelt, die Wolffschen Gänge reichen weit über das Urwirbelgebiet hinaus. An Segmentalstränge ist hier demnach noch nicht zu denken, ihrer tut Peter zum ersten Male Erwähnung (Tab. 85) bei Embryonen, die nur um wenig jünger sind als jene mit dem jüngsten Nebennierenstadium (Tab. 92), die Länge beträgt nur 2,5 mm, die Zahl der Urwirbel 38—39, der Linsenhohlraum ist noch nicht so eng, das Ohrbläschen hat noch keine Ausbuchtungen, das Keimepithel ist gering entwickelt.

Die Altersangabe von Hoffmann, Deutlichwerden der Urnierfalte, würde ebenfalls etwa jenem Bilde der Tab. 91 oder 92 entsprechen.

Die einzigen Zahlenhinweise von v. Mihalcovics fallen so weit aus dem Bereiche der Stadien, die überhaupt in Betracht kommen, dass hier zur Missdeutung der ersten Anlage vielleicht auch eine andere Massweise gekommen ist. Soulié vergleicht nämlich seine Befunde bei 6 mm langen Früchten mit den von dem ungarischen Autor für 179 mm Länge abgebildeten Verhältnissen. Zu Brauns Bestimmung auf ein Alter von 15 Tagen ist zu bemerken, dass nach freundlichen brieflichen Mitteilungen von Peter der Entwicklungsgrad überaus wechselt, sofern man das Auffinden des Geleges als Massstab wählt. Es würde etwa ein derartiger Embryo der Abbildung 31 der Normentafel, somit einer bei weitem zu alten Entwicklungsstufe entsprechen.

Die Verschiedenheit der Benennungsart beruht auf den abweichenden Ansichten der Darsteller über die Frage: Sind diese Stränge eines *gemeinsamen* oder sind sie *getrennten* Ursprungs, vereint sie ein *primärer, genetischer* Zusammenhang oder nur *innige nachträgliche topische* Zusammenlagerung im Scheitelpunkte zu der Dreistrahlenfigur?

Braun liess den Segmentalstrang plus Sexualstrang vom Segmentalgang, dem Urnierenkanälchen, ventralwärts zur Keimdrüse auswachsen, sich jedoch lediglich zum Keimdrüsennetz umbilden: er leugnet somit die Kontinuität mit der dorsomedialwärts lagernden Zwischenniere,

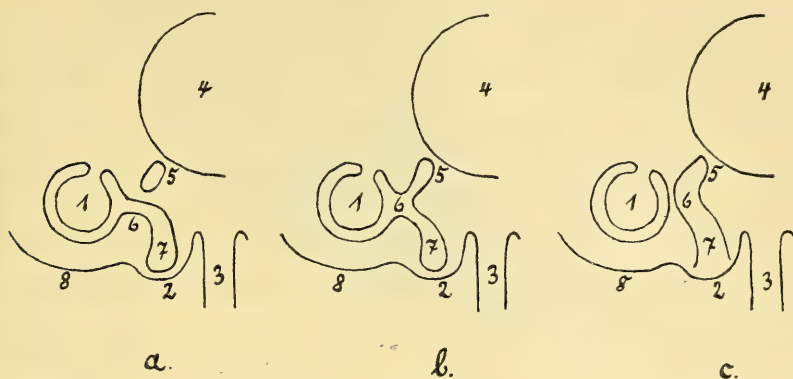


Fig. 2.

Schema der Beziehungen zwischen Urogenitalverbindung und Zwischenniere.

a. nach Braun, b. nach Weldon und Hoffmann, c. nach v. Mihalcovics.

1. Malpighisches Körperchen der Urniere. 2. Keimleiste. 3. Gekrösewurzel. 4. Aorta.  
5. Zwischenniere. 6. Segmentalstrang. 7. Sexualstrang. 8. Coelomepithel.

die ohnehin viel früher erscheine, als der Strang (Textfigur 2a). Weldon und C. K. Hoffmann verlegen den Ursprung des Strangsystems ebenfalls in den Mesonephros, lassen indessen den aus der Wand des Malpighischen Körperchens und weiter caudalwärts aus der des Urnierenkanälchens hervorsprossenden Schenkel sich gabeln und aus seinem dorsalen Aste die Zwischenniere, aus seinen ventralen, lediglich im Gebiete der Keimleiste auftretenden, den Sexualteil hervorgehen (Textfigur 2b). Weldon schliesst geradezu aus dem Vorkommen von Sprossbildungen cranialwärts von der Geschlechtsorgan-

gend, dass dort die Anlage des Interrenalkörpers allein; weiter distalwärts Zwischenniere und Urogenitalverbindung vereint in diesen Auswüchsen stecken müssen. Beide erkennen den Zusammenhang des Systems als kontinuierlich an: insofern ist v. Mihalcovics mit ihnen einer Meinung, denn auch er hält die Beziehungen von Sexualstrang und Zwischenniere für primär und kontinuierlich. Er sucht aber den Urboden im Coelomepithel und erklärt das Verhältnis zur Urniere für rein topisch (Textfigur 2c).

An den Ansichten von Weldon hat v. Mihalcovics bereits treffende Kritik geübt — und diese lässt sich mit gleicher Schlüssigkeit auf die vier Jahre später erschienene Untersuchung von C. K. Hoffmann ohne weiteres übertragen. Zwar erweisen sich die auf eigene Beobachtungen gegründeten Einwände gegen den Urnieren-Ursprung der Zwischenniere ohne weiteres als hinfällig, weil sie auf Befunde an viel zu alten Embryonen (16 und 19 mm, *Lacerta agilis*) fussen. Wenn er bei diesen erstens keinen Zusammenhang mehr mit dem Mesonephros findet, so könnte die Trennung sekundär längst eingetreten sein; wenn er zweitens auch beim innigsten Aneinanderliegen keine Übergänge zwischen den Zellenformen beider Organe bemerkt, so brauchten solche längst nicht mehr vorhanden zu sein; sein dritter Grund vollends — das Geschehen bei den höheren Amnioten sei nachgewiesenermassen ein anderes, und beim Reptil würde es wohl das gleiche wie dort sein — richtet sich selbst. Indessen: er verlangt für die Ableitung des Segmentalstranges von der Urniere den Nachweis einer *lückenlosen Entwicklungsreihe*. In der Tat: man müsste bei den älter werdenden Embryonen zuerst die Auswüchse knospen, dann weiter aussprossen, sich gabeln und dorsomedialwärts hinauf zur Aorta, zum Keimepithel ventralwärts hinabwachsen sehen. C. K. Hoffmann aber, der des ungarischen Forschers Forderung kannte, hat ebensowenig wie Weldon eine solche Stufenfolge beizubringen vermocht: der Ansatz dazu, den dieser Autor durch das Bild eines sehr jungen *Lacertaembryo* mit 20 bis 21 Somiten liefern will und der auch v. Mihalcovics in der Tat nicht genügte, ist als ein recht unsicherer Befund zu beurteilen, wie jeder beim Anblick der Abbildung 1 Tafel XIII (Textfigur 3) zugeben wird. Nimmt man hierzu die Tat-

sache, dass auf den von Hoffmann zum Beweis abgebildeten Schnitten, sicherlich auf Tafel XVIII, Fig. 18 (Textfigur 4) von einem „jungen“ Embryo von *Lacerta muralis* überall die Grenze zwischen Urniere und Interrenalkörper mit aller wünschenswerten Deutlichkeit sichtbar ist, so wird man mit v. Mihalcovics den mesonephrischen Ursprung als unbewiesen anzusehen geneigt sein.

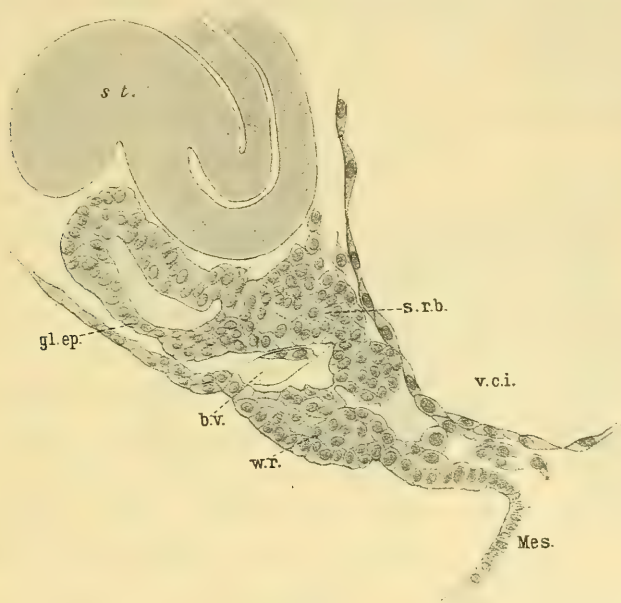


Fig. 3.

Erste Anlage der Zwischenniere (*srb*) von *Lacerta muralis* mit 21 Urwirbeln nach Weldon.

*mes* = Gekrösewurzel; *wr* = Keimleiste; *gl.ep* = Epitheliale Wand des Malpighischen Körperchens der Urniere; *st* Segmentalkanälchen; *vci* = Vena cava inferior.

Das einzige unwiderlegliche Beweismittel indessen gegen die primäre und genetische Bedeutung der Verbindung von Zwischen-nierenknospe und Urniere miteinander konnte nur der bündige positive *Nachweis einer anderen Quelle des Interrenalsystems* bilden.

Und keine einzige Angabe in der Literatur genügt dieser Forderung. Wie es um die Beweiskraft der Angaben von Braun, v. Mihalcovics und Soulié bestellt ist, ist bereits auf S. 221, 222 erörtert worden; wenn viel zugestanden werden soll, so ist aus Souliés Befund



die Möglichkeit einer genetischen Beziehung zum Coelomepithel abzuleiten.

Nur ein Bild Weldons — Fig. 2, Tafel XIII (Textfigur 5) — von einer 4,5 mm langen *Lacerta muralis* mit 23 Urwirbeln erinnert an die Vorstellung, die man sich vielleicht von einer Anlage der Zwischenniere bei einem Lepidosaurier würde machen können. Die Voraussetzung dazu ist jedoch, dass man völlig von der Deutung und der Ansicht des Autors selbst über das Zustandekommen dieses Epithelhaufens absieht.

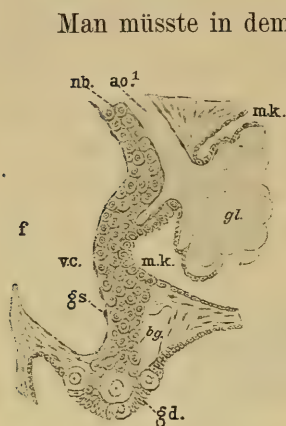


Fig. 4.

Anlage der Zwischenniere  
(nb) von *Lacerta agilis* nach  
C. K. Hoffmann.

gd = Geschlechtsleiste; gs = Genitalstrang; gl = Glomerulus; vc = Vena cava; bg = Blutgefäss; ao' = Ast der Aorta zum Glomerulus; mk = Malpighisches Körperchen.

Man müsste in dem gesamten schiefen Zellenkegel, der auf breiter Grundfläche vom Coelomepithel emporstrebt, mit seiner Spitze sich der unteren Hohlvene, anschmiegt, deren Endothelhäutchen glatt darüber hinwegzieht, mit seiner lateralen Fläche allerdings die mediale Wand der Kapsel des Malpighischen Körperchens der Urniere innig berührt, nicht wie Weldon die vereinten Anlagen von Nebennierenrinde und Keimdrüsennetz, sondern eine einzige Zwischennierenknospe sehen. Man müsste sodann ferner die sichtbarlich enge Beziehung zum Coelomepithel, die Weldon gänzlich totscheidet, für die primäre genetische erklären, das Anlagern an den Mesonephros für rein sekundär und topisch: dann würde man allerdings, da Weldon solcher Anlagen eine grosse Anzahl kennt, einen Entwicklungsmodus erhalten, der dem bei den Amphibien einerseits, bei den Hydro-sauriern andererseits bis auf einige wenige, mehr

nebensächliche Züge sehr nahe kommt. Indessen mahnt die Darstellung von Mihalcovics zur grössten Vorsicht: erstens hat er Weldons Bilder genau gekannt und treffend kritisiert, zweitens an anderen Stellen seiner Schrift Befunde von 4 bis 5 mm langen *Lacerta agilis*-Früchten angeführt, also die fraglichen Stadien sicher untersucht — und dennoch nimmt er erst bei viel grösseren 16 bis 19 mm langen Embryonen

eine Nebennierenanlage an: oder soll man glauben, dass der ungarische Forscher diese Frühstadien übersehen habe, die seine eigene Theorie über die direkte Entstehung der Zwischenniere aus dem Leibeshöhlenepithel aufs glänzendste bestätigt hätten?

Es muss wohl dem Belieben jedes einzelnen überlassen bleiben, ob er diesem gewaltsamen, auf ein einziges Bild gegründeten Umdeutungsversuche Glauben schenken und damit die Wahrscheinlichkeit eines direkten Ursprungs der Zwischenniere aus dem Coelomepithel in gesonderten Knospen auch für die Lepidosaurier anerkennen will —

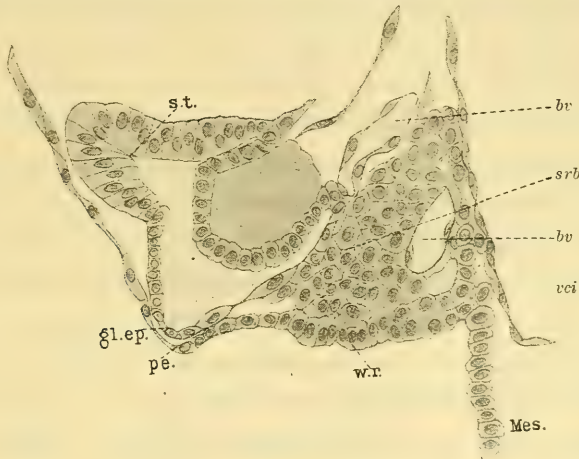


Fig. 5.

Anlage der Zwischenniere eines 4,5 mm langen Embryo von *Lacerta muralis* nach Weldon.

Bezeichnungen s. Textfigur 2.

jedenfalls liegen die Verhältnisse bei dem untersuchten Hydrosaurier, der Sumpfschildkröte, außerordentlich viel klarer, und diesem günstigen Umstande ist die Möglichkeit zu verdanken, den auf S. 227 geforderten Nachweis mit zwingender Schlüssigkeit zu führen.

Unumwunden muss zugegeben werden, dass infolge der Lücke in der zu Gebote stehenden Entwicklungsreihe leider keine Schildkröte zur Untersuchung kam, in der die ganze Kette der Knospen noch im Gefüge des Coelomepithels ruhte. Abgesehen von Embryo 1, der überhaupt deren nur eine aufwies, war stets nur ein Teil der Sprossen im Zusammenhang mit dem Peritonealepithel, die übrigen lagerten

frei im Stützgewebe. Da die Bildung der Zwischennierenknospen im distalen Abschnitt der Ursprungszone nicht durch direkte Beobachtung bewiesen ist, so bedarf die Angabe, dass *das gesamte System dem Coelomepithel entstammt*, zu ihrer Rechtfertigung der Aufführung der Gründe, die für den *distalen Teil* diese Anschauung unterstützen.

Als erschwerende Umstände spielen hier, wie schon oben S. 203 betont, zwei Täuschungsquellen — besonders bei der ungeeigneten Behandlung der Objekte, die bei Emys IV störend wirkte — eine Rolle: die Zellenhaufen des Sympathicus und die Keimdrüsenstränge, die bei Färbung mit Boraxkarmin z. B. nicht selten den Interrenalinseln recht ähnlich sehen. Beide aber kommen nur für den am meisten caudalwärts gelegenen Abschnitt jenseits des elften Spinalknotens in Betracht, denn kopfwärts von diesem sind beide, wie bereits auf S. 204 erörtert, schon an ihrer Lage, sowie an den Nervenfasernsträngen einerseits, den Archigonocyten andererseits sicher vom interrenalen Gewebe zu unterscheiden. Sobald man aber, wie der Befund eines nahezu gleichalten Emysembryos (*f*) lehrt, geeignete Färbemethoden (Hämatoxylin, Eosin) anwendet, so gelingt auch in diesem kurzen Abschnitte die Trennung so leicht, dass an der Natur dieser Zellenhaufen kein Zweifel entstehen kann.

Immerhin bieten die Beobachtungen über die Ähnlichkeit der Organanlagen, zumal bei nicht passend geführter technischer Behandlung, einen schätzbaren Hinweis auf die Möglichkeit von Irrtümern, die in der Literatur bei andern Reptilien untergelaufen sein können.

Bleibt noch der Einwand, dass die Inseln im distalen Abschnitte zwar nicht anderer Natur, doch andern *Ursprungs* sein könnten, denn im vorderen. Es müssten dann gerade in dem kleinen caudalen Teile der Zwischennierenzone Sympathicuszellen oder Keimdrüsenstränge oder der Mesonephros das interrenale Gewebe liefern, die in einem grossen cranialen Teil genau ebenso vorhanden sind, und es dort nachweislich nicht tun, teilweise — wie die Geschlechtsorgananlage — es überhaupt nicht tun *können*, da sie in einem Abschnitte der Zwischennierenzone gar nicht zur Entwicklung kommen. Dass diese einleuchtende Unwahrscheinlichkeit den leider noch fehlenden *exakten*

Beweis durch direkte Beobachtung nicht ersetzen kann, braucht kaum betont zu werden — ebensowenig, dass sich für einen solchen andersartigen Ursprung aus den Befunden bei passender Färbung kein einziger Anhaltspunkt ergibt, *die Bilder dagegen, die im cranialen Teile nach der Ablösung entstehen, aufs genaueste identisch sind mit denen, die man im hinteren Abschnitte von den freien Knospen erhält.* Einer einfachen einheitlichen Auffassung ist vor einer verzwickten dualistischen Hypothese immer der Vorzug zu geben.

Die am meisten rostralwärts gelegenen, bei den jüngeren Embryonen stets am längsten den primären Zusammenhang bewahrenden Knospen brauchen für diese Beweisführung gar nicht einmal herangezogen zu werden; wenn auch ihr späteres, von dem der weiter caudalwärts liegenden Schwesterknospen abweichendes Schicksal keinen Einwand gegen ihre Vergleichbarkeit mit diesen begründen kann.

Der Nachweis, dass und wie aus diesen abgelösten Knospen die Zwischenniere entstehe, kann ohne weiteres aus den Befundreihen und den gegebenen Abbildungen erschlossen werden; soweit man sehen kann, ist eine nähere Erörterung nicht von nöten: der Einwand, dass die dargestellten Knospen möglicherweise einer anderen Quelle, z. B. dem Mesonephros, entstammen, sich aber nachträglich dem Coelomepithel einfügen, bedarf ausser dem Hinweise auf die Abbildungen im Rahmen unserer heutigen morphologischen Anschauungen keiner ernstlichen Besprechung.

Indessen: die Verfolgung der Genese des Interrenalorgans bei Emys liefert nicht nur den Beweis für seine direkte Abkunft aus dem Mesoderm, sondern auch den Schlüssel zur Erklärung, aus welchem Grunde mit solcher Hartnäckigkeit wieder und wieder die Theorie des Urnierenursprungs aus den Tatsachen neue Kraft zu schöpfen vermag.

Sobald sich nämlich der Zusammenhang der Zwischennierenknospen mit ihrem Mutterboden zu lockern beginnt, treten einige — durchaus nicht alle — in enge topographische Beziehungen zum Mesonephros, insbesondere zu dem am nächsten gelegenen Teile, dem Malpighischen Körperchen: solcher Art dürften auch die Beobachtungen gewesen sein, deren oben für den Lepidosaurier schon gedacht wurde.



Den ungünstigsten Fall, der am allermeisten die Vermutung einer Abstammung der Knospe von der Urniere zu begünstigen geeignet ist, zeigt die Abb. 6 der Tafel V auf der rechten Körperseite: aber auch dieser Epithelhaufen hängt, wie oben betont (S. 203), auf dem Nachbarschnitte aufs innigste mit dem Coelomepithel zusammen, und wenn man genau zusieht, so ist eine zarte Lamelle fibrillären Gewebes zwischen der Kapsel des Malpighischen Körperchens und der Interrenalknospe wahrzunehmen. In allen übrigen Einzelfällen kam es immer nur zu einer Annäherung weit geringeren Grades, wie sie etwa die Abb. 6, Taf. V links verdeutlicht. Jene Ausnahme aber zeigt klar, wie beim Übersehen der Frühstadien und vielleicht auch bei ungünstigen Objekten auf den frühesten Entwicklungsstufen der Gedanke an den mesonephrischen Ursprung neue Nahrung erhielt.

Während sich bei der Schildkröte die mehr caudalwärts gelegenen Sprossen im Grunde stets ohne weiteres von der Urniere fernhalten, liefern die rostralen, die in so mannigfachen Beziehungen von jenen abweichen, neue Täuschungsquellen zu gunsten jenes Irrtums in Hülle und Fülle: die Abb. 9, Tafel V macht jede nähere Erklärung überflüssig.

Gegen einen letzten Einwurf, der zwar nicht die Urnierentheorie zu retten vermöchte, aber einen Kompromiss zwischen den beiden sich befehdenden Anschauungen anzubahnen geeignet wäre, müssen die Befunde bei *Emys* noch gesichert werden.

Semon [72, 73] hat auf Grund seiner Untersuchungen an *Ichthyophis* die Zwischennierniere zwar vom Coelomepithel abgeleitet, aber eine direkte genetisch begründete Verbindung mit dem Segmental-Sexualstrangsystem angenommen, in der Form, wie sie auf Grund seiner Schemata auf Tafel XIV, Abb. 59 und 60 in der schon oben, Textfigur 2 (S. 225), benutzten Ausdrucksweise wiedergegeben, die Textfigur 6 darstellt.

Das Strangsystem stellt nach seiner Meinung nichts anderes dar, als den durch die Entfernung des Nephrotoms vom Coelom ausgezogenen primären Kontakt (*b* nennt er ihn zum Unterschiede von dem anderen *a*, der den Peritonealtrichter liefern soll), den Rest der ursprünglichen Verbindung zwischen Nephrotom und Seitenplatte, die

solide gewordene Kommunikation gewissermassen, die die Höhlen beider einst in Verbindung setzte. Der Epithelstreif der Nebenniere (5) kommt durch seine Abschnürung retroperitoneal zu liegen, bleibt aber durch den Nebennierenstrang mit der Urogenitalverbindung im Zusammenhang. Es könnte also die Zwischennierenknospe im Coelomepithel als der eine, der mediale, Fusspunkt des Stranges aufgefasst werden, der durch seine Proliferation die Anlage aus dem ursprünglichen Strangzellenmaterial hervorgehen lässt, während der Strang selbst vielleicht bei *Emys* frühzeitig der Auflösung anheimfiele.

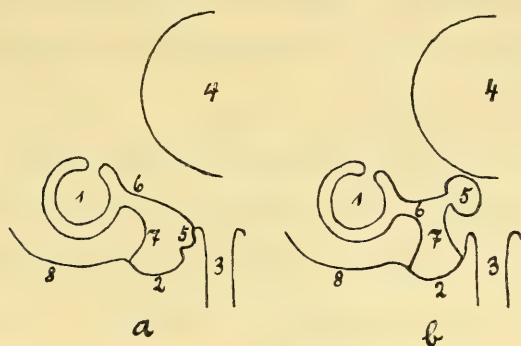


Fig. 6.

Schema der Beziehungen zwischen Urogenitalverbindung und Zwischenniere nach Semon.

a. Erstes Stadium.

b. Zweites Stadium.

1. Malpighisches Körperchen der Urniere; 2. Keimleiste; 3. Gekrösewurzel; 4. Aorta;  
5. Zwischenniere; 6. Segmentalstrang; 7. Sexualstrang; 8. Coelomepithel.

Zwar hat Brauers Versicherung, dass die von Semon bei *Ichthyophis* beobachteten Strangsysteme bei *Hypogeophis* und *Ichthyophis* nicht existierten, den Glauben an ihre Existenz stark erschüttert; doch wurden, um über diesen Punkt für *Emys* Gewissheit zu erlangen, die aus der Literatur über die Entwicklung des Urogenitalsystems der Schildkröten — Wiedersheim [96, 97], Gregory<sup>1)</sup> — nicht zu erhalten war, eine ganze Anzahl — sieben — jüngerer *Emys*-embryonen untersucht; wenn auch das Material bei weitem nicht ausreichte, um sichere Aufschlüsse über die Genese des embryonalen

<sup>1)</sup> Observations on the development of the excretory system in turtle. Zool. Jahrb. Bd. XIII. S. 683—714. 1900.

Harnsystems zu erhalten, so konnte wenigstens die vorliegende Frage glatt beantwortet werden.

Es ergab sich zunächst, dass in der Tat bei dem Embryo Emys I (s. Abb. I bei Rabinowitsch) z. B. die ventrale Wand des Malpighischen Körperchens der Urniere durch kurze dicke Zellstränge mit dem Coelomepithel verbunden erscheint. Ausserdem ziehen von einem mehr medialwärts gelegenen Bezirke des Leibeshöhlenepithels Stränge dorsal- und lateralwärts, um sich an die dorsale und mediale Wand der Kapsel anzuheften. Teils sind sie kontinuierlich, teils unterbrochen: oft ist nur der am Coelom, oft nur der am Malpighischen Körperchen haftende Strangteil sichtbar, und zwischen beiden Stümpfen klappt eine weite Lücke.<sup>1)</sup>

Da es nicht einzusehen ist, welche „Kraft“ zwei von verschiedenen Punkten her sich entwickelnde Stränge aufeinander zu wachsen lassen sollte, auf dass sie sich mittwegs vereinten, so liegt der Schluss nahe, dass es sich nicht um das Entstehen, sondern um das Vergehen eines Zellstranges handele, und man könnte wohl auf den Gedanken kommen, dass hier Semons Kontakt zu Grunde gehe. Vergebens aber sucht man nach einer Gabelung, nach einem dorsomedialen Schenkel, der zur Zwischennierniere führt, wie es Weldons und C. K. Hoffmanns Anschauung erheischen. Brauer hat die Meinung ausgesprochen, dass sich Semon durch dichtgelagerte Stützgewebezellen habe täuschen lassen: auch die Zellen dieser Stränge machen keineswegs einen epithelialen Eindruck; man gerät in Verlegenheit, wenn man nach irgendwie beträchtlichen Protoplasma-Territorien für sie sucht, von Abgrenzung der Zellenleiber gegeneinander ganz zu schweigen. Häufig jedoch zeigen sie ausgesprochen verzweigte Gestalten: das alles beweist natürlich nicht, dass es sich nicht um ehemals epitheliale Elemente handeln könne, sondern passt im Gegenteil zu der — unbewiesenen — Annahme, dass diese Stränge tatsächlich die in Auflösung begriffene solide Nephrotom-Seitenplattencoelom-Verbindung darstellen können. Weiter rostralwärts kommunizieren beide noch miteinander, caudalwärts sind sie völlig getrennt.

<sup>1)</sup> Ähnliche Bilder haben Kölliker und Sedgwick vom Hühnchen und jüngst R. Meyer (Anat. Anz. Bd. 25, 1904) vom Meerschweinchen beschrieben.

Liesse nun der Ansatzpunkt des Stranges am Coelomepithel nach Auflösung des übrigen Zellenstieles die Zwischenniere aus seinem Material durch Wucherung hervorgehen, so müsste bei den nächst-älteren Embryonen Knospe um Knospe an den entsprechenden Stellen erscheinen. *Dies ist aber nicht der Fall*: es stehen fünf ältere (II, III, *m*, *e*, IV') Emysfrüchte zu Gebote, bei denen am Coelomepithel keine einzige Knospe sichtbar ist. Bei vier von ihnen trennt das Gallertgewebe überall, ohne jede strang- oder haufenförmige Verdichtung, Glomerulus und Leibeshöhlenepithel voneinander in wechselnd breiter Schichtendicke: nur bei Emys IV' barg es einige unregelmässige dichtgelagerte Zellenmassen, von denen man füglich im Zweifel sein kann, ob sie auf einen derartigen Ursprung zurückgehen. Die beim Emysembryo *l* wahrgenommene Knospe, die erste Initialanlage der Zwischenniere, ist demnach als eine vollkommen selbständige, autochthone und autonome, vom Urnierengeschlechtssystem morphologisch gänzlich unabhängige neue Bildung zu betrachten.

Mit der Anerkennung endlich, dass die literarischen Angaben auch nur zeitlich kritisch gesichtet, die Anlage nicht in ihrer primitiven Form zur Darstellung bringen können, fällt im Grunde die Verpflichtung, in den auf diese Befunde gegründeten Anschauungen von der Art der Entwicklung für die Lepidosaurier — oder gar die Reptilien im allgemeinen — eine bindende, endgültige Entscheidung zu erblicken.

Schält man aus den Schilderungen den berechtigten Kern heraus, so ergibt sich jedenfalls die Notwendigkeit, der Frage nach der Zahl und Ordnung der Anlagen näherzutreten. Diese müssten für die Anhänger der Mesonephrostheorie, wie oben betont, naturgemäss eine grosse und eine regelrecht gegliederte sein.

Wenn sich auch die Ansichten über die Entstehung nicht halten lassen, so darf über diese rein morphologischen Feststellungen der Autoren doch immerhin nicht ohne weiteres zur Tagesordnung übergegangen werden. Die späten einheitlichen Entwicklungsbilder von Braun und Soulié können einen Einwand gegen die Zahl der Anlagen in keiner Weise begründen, und die Untersuchung der Schildkröten-genese bestätigt diesen ersten Teil des Satzes ohne weiteres aufs



deutlichste; der zweite Teil, die geregelte Folge, findet aber wenigstens in den vorliegenden Stadien keine Stütze.

Das beweist natürlich gar nichts, und die Vorsicht gebietet, diese Frage vorläufig weder für Emys noch gar für die Reptilien im allgemeinen in dem einen oder anderen Sinne zu entscheiden: denn die Lücke in der Entwicklungsreihe der Schildkröten, die nicht in so unbegrenzter Anzahl wie z. B. die Axolotl zur Verfügung standen, könnte ein Stadium verbergen, das die Knospenfolge in strenger Somitenordnung zeigte — allerdings, man muss dann ein schnelles Schwinden annehmen und eine nachträgliche Ausfüllung der Zwischenstrecken mit Knospen in ganz regelloser Verteilung.

## VI. Die Anlage der Zwischenniere bei den Reptilien und ihre Bedeutung für die Lehre von der Zwischenniere der Wirbeltiere.

Die Organogenese der Zwischenniere läuft bei der europäischen Sumpfschildkröte in zwei, zeitlich nicht mit aller Schärfe zu trennenden Phasen ab. Die *erste Phase*, deren Aufgabe die Bildung der Zwischennierenknospen des Coelomepithels ist, beginnt zu einer Zeit, da das *Sehorgan* schon auf einer beträchtlichen Entwicklungshöhe angelangt, aber von seiner morphologischen Ausgestaltung noch weit entfernt, z. B. der Opticus noch hohl und die Schichtung der Netzhaut noch nicht kenntlich ist; da im *Gehörorgan* eben die ersten Umprägungs- und Sonderungsvorgänge sich einleiten; da der *Kiemenapparat* kurz vor der Entwicklungsstufe steht, die er überhaupt erreicht.

Im *Harngeschlechtssystem* hat die *Vorniere* eben den Höhepunkt ihres Lebens überschritten, die *Urnieren* ist stark entwickelt und der Wolff'sche Gang schon lange in die Kloake durchgebrochen. Die Anlagen der *Keimdrüsen* stellen erst ganz seichte, flache Erhebungen dar, und zahlreiche der noch stark dotterhaltigen Archigonocyten liegen ausserhalb ihres Bereiches in der Gekrösewurzel.

Da gerade ein Embryo mit nur einer einzigen — also sicherlich initialen — Zwischennierenknospe zur Beobachtung kam, während drei andere ihm im Entwicklungsgrade sehr nahestehende keine An-

zeichen der Wucherung am Peritonealepithel erkennen liessen, so erfreuen sich die Zeitangaben einer gewissen Vertrauenswürdigkeit, und man darf sie daher einem Vergleich ohne Scheu vor allzugrossen Fehlern zu Grunde legen.

Leider ist dies zu einem Teil, nämlich mit den Lepidosauriern, aus den S. 221, 222 erörterten Gründen nur unvollkommen durchzuführen, zumal da die Ophidier ohne weiteres ausscheiden.

Für die *Amphibien* kann indessen genau für *Amblystoma* nach Albrand, für *Hypogeophis* nach Brauer [12] und *Ichthyophis* nach Sarasin <sup>1)</sup> und Semon [72, 73], einigermaßen genau für *Rana* nach Albrand der Termin des ersten Auftretens einer Zwischennierenknospe festgelegt werden.

Das *Sehorgan* ist zu dieser Zeit bei den Coeciliern in der Entwicklung noch wenig fortgeschritten, bei *Amblystoma* nähert es sich seiner endgültigen Gestaltung, der Opticus ist solide. Das *Gehörorgan* zeigt noch keine Differenzierung, nur den nicht mit der Epidermis verbundenen Ductus endolymphaticus. Von den *Visceraltaschen* sind bei *Hypogeophis* alle durchgängig, bei *Amblystoma* ist die erste rückgebildet, die zweite bis vierte ziehen als dotterreiche Epithelstreifen zum Ektoderm. Im *Urogenitalapparat* steht die Vorniere auf der Höhe der Entwicklung; die Urniere ist im Entstehen begriffen oder, wie bei *Amblystoma*, noch nicht deutlich; die Geschlechtsdrüsenanlage ist bei den jüngsten *Amblystomalarven* überhaupt nicht sichtbar, erscheint aber eben bei etwas älteren, die ebenfalls die erste initiale Sprosse zeigen, bei *Ichthyophis* werden einzelne Peritonealzellen als Keimzellen deutlich, bei *Hypogeophis* sind noch keine zu sehen.

Es sind naturgemäss auch die jüngsten Amphibienlarven heranzuziehen, da bei *Emys* ein jüngster Embryo zu Vergleiche steht, denn dass infolge der langen Dauer der ersten Phase auch sehr viel ältere „erste Anlagen“ zeigen, kommt natürlich nicht in Betracht.

Die kritische Durchsicht der Angaben schliesst zunächst das *Sehorgan* der Blindwühlen der Verkümmernng halber von der Ver-

<sup>1)</sup> Sarasin, P. u. F., Zur Entwicklungsgeschichte und Anatomie der ceylonesischen Blindwühle. Ergeb. naturw. Forschungen auf Ceylon. Wiesbaden 1887—91.

wertung aus. Des weiteren bedürfen natürlich die alsbald ausschlüpfenden Lurchembryonen funktionsfähiger Augen, die Schildkröte im Ei indessen durchaus nicht: demgemäss ist ihrer weit fortgeschrittenen Ausbildung bei jenen keine übergrosse Bedeutung beizumessen.

Um so schwerer aber fällt bei den Amphibienlarven der niedrigere Entwicklungsgrad des Gehör- und statischen Apparates ins Gewicht; denn für ihn gilt doch der eben angeführte Grund mit gleichem Rechte: es ist demnach die erste Anlage der Zwischenniere relativ zum Gehörorgan bei Emys ausgesprochen zeitlich verzögert.

Das Stadium des *Kiemenspalten-Apparates* verlangt bei seiner Verwendung als Zeitmarke gebührende Rücksicht auf seine verschiedene Bestimmung; bei dem Amphibium ein funktionierendes larvales Organ, taucht er fortan nur als phyletisches Gedächtnisbild in der Ontogenese auf: und trotzdem findet ihn der Zeitpunkt des Bildungsbeginns der Zwischenniere beim Schwanzlurche in den frühesten Stadien seiner Geschichte, bei Emys unmittelbar vor der höchsten Stufe, die er bei diesem Tier überhaupt erreicht, und viel weiter vorgeschritten, als bei jenem. Dies ist ein weiteres Kennzeichen der zeitlichen Verschiebung der Interrenalbildung bei der Schildkröte.

Der innere Zusammenhang der Phänomene heisst im *embryonalen Harndrüsenapparat* eine gemeinsame Würdigung der Verhältnisse: beim Amphibium steht die Vorniere auf dem Höhepunkte ihrer Entwicklung und die Urnieren ist eben im Entstehen begriffen; bei Emys bildet diese bereits ein mächtiges Organ, und jene trifft man bereits auf dem absteigenden Schenkel ihrer Lebensbahn. Hier ist die gleiche Vorsicht nur in noch höherem Grade geboten, als bei den Kiemen: denn so schlagend hier der zeitliche Fortschritt von Emys gegenüber den Lurchen erscheint, so kann man nur von einer *relativen* Verzögerung des Erscheinens der Interrenalanlage zur Vorniere und zur Urnieren als *Einzelorganen* betrachtet sprechen. Dagegen ist die Vollendungsstufe des embryonalen Exkretionsapparates beider *im ganzen* betrachtet durchaus *gleichwertig*.

Wenn an den vorgebrachten *Tatsachen* auch nicht zu rütteln ist, so ist für die Kiemen und die Harndrüsen aus dem erwähnten Grunde die Deutung nicht zwingend. Wie für das Gehörorgan erweist indessen,

ohne eine Deutung zu erfordern, der Vergleich des Entwicklungsgrades der *Geschlechtsdrüsen* sich als neues Kennzeichen für das verspätete Auftreten der Zwischenniere im Schildkrötenorganismus: bei Ichthyophis werden eben erst einige Peritonealepithелеlemente als Keimzellen kenntlich, bei Hypogeophis ist noch nicht einmal dieser erste Ansatz zur Bildung der Genitalanlage erreicht, bei der jüngsten Amblystomalärve ebenfalls noch nicht, während sich bei Emys flache aber deutliche Keimfalten in das Coelom verwölben.

Im allgemeinen kann also gesagt werden: *Die früheste initiale Zwischennierenknospe erscheint bei dem Lurch zu einer sehr viel früheren Zeit der allgemeinen Entwicklung, als bei dem Chelonier.*

Wendet nun der Beobachter seinen Blick auf die *höher stehenden Wirbeltiere* und prüft deren Bildungsstufe beim Beginn der Organogenese des Interrenalkörpers, so findet er dort einen weiteren Schritt getan: während die mächtigen Urnieren sichtlich bei allen drei Amniotenklassen zu jener Zeit die funktionierenden Harndrüsen des Embryo darstellen, treten beim Hühnchen wie beim Schwein bereits die Nierenknospen auf, die bei Emys erst lange Zeit nach Beginn der Zwischennierenbildung sichtbar werden: das bedeutet nichts anderes, als eine neue *relative* Verzögerung, relativ zum gesamten Exkretionssystem, und beim Schwein wiederum erscheinen überdies alsbald die Müllerschen Gänge, die beim Hühnchen noch lange, bei der Schildkröte noch viel längere Zeit nach dem Auftreten der initialen Knospen auf sich warten lassen.

Diese Andeutungen mögen genügen, um darzutun, dass die zeitliche Verschiebung beim Übergange zum Amniontier kein vereinzelt für sich dastehendes Vorkommnis ist, sondern sich einem umfassenden allgemeingültigen Grundplane der Organogenese regelrecht einzufigen scheint.

Der Zeitraum, während dessen man im Coelomepithel Zwischennierenknospen auffindet und somit die Möglichkeit tardiver Neubildungen einzuräumen gezwungen ist, dehnt sich ziemlich lange aus: erst bei Embryonen mit weit zurückgebildeter Vorniere, einer mächtigen Keimfalte, mit völlig differenziertem Labyrinthbläschen sucht man vergebens nach ihnen. Die lange Dauer der ersten Phase der Organo-



genese entspricht vollkommen dem von Albrand für die Schwanzlurche erwiesenen und für die höheren Wirbeltiere aus dem den literarischen Angaben abzuleitenden Entwicklungsgeschehen. In dessen Rahmen passt weiterhin auch die Beobachtung, dass die Phänomene der zweiten Phase bereits frühzeitig einsetzen und mit denen der ersten teilweise zeitlich zusammenfallen.

Der *Ort aller Punkte* des Coelomepithels, deren Wucherung Zwischennierenknospen zu erzeugen vermag, ist eine Linie, die am Leibeshöhlendache unmittelbar lateralwärts von der Wurzel des Gekröses, unmittelbar medialwärts vom medialen Umfange des Mesonephros verläuft und sich über den Bereich von acht bis neun Spinalknoten, vom sechsten bis zum vierzehnten oder fünfzehnten Paare, von einer Stelle kurz hinter dem distalen Ende des Pronephros und drei Segmente vor dem Kopfe der Geschlechtsfalte bis kurz vor deren Schwanzende erstreckt: wir nennen sie die *Zwischennierenzone*.

*Lage und Länge* der Zwischennierenzone fordern den Vergleich zunächst mit dem Lepidosaurier, dann mit dem Anamnier, endlich mit dem höheren Amniontier.

Die Erörterungen auf S. 221 ff. zeigen, dass einerseits zwar die Ableitung der Anlage vom Mesonephros oder vom Stützgewebe beim Lepidosaurier unzulässig, anderseits aber die direkte mesodermale, wenn auch nicht bewiesen, so doch äusserst wahrscheinlich ist: der für Emys gelungene Nachweis stützt diese Anschauung insoweit, dass man, ohne den Boden der Tatsachen allzusehr zu verlassen, die Abstammung der Reptilienzwischenniere im allgemeinen aus dem Coelomepithel als gesichert betrachten kann. Allerdings steht die Untersuchung der Crocodilier noch aus.

In der schon oben benutzten schematischen Ausdrucksweise für die Vorstellung der Autoren über die Genese und die primären syntopischen Beziehungen zu den Organen der Umgebung würde etwa die Textfigur 7, a—d die Anschauung wiedergeben, die sich mit der gebührenden Einschränkung für die unzureichend oder noch gar nicht bearbeiteten Ordnungen aus den dargelegten Befunden und Deutungen ergibt. Das Fehlen der Urogenitalverbindung auf diesem Schema deutet an, dass sie für die Zwischennierenfrage in jeder Hinsicht

absolut belanglos ist: der Vergleich mit den Textfiguren 2 und 6 genügt, um den Unterschied der Meinungen mit einem Blicke zu klären und macht ein näheres Eingehen auf die Bedeutung dieser Zeichnung überflüssig, zumal ohnehin an einer anderen Stelle noch einige Punkte, wie das Verhalten zur Urniere und Keimleiste, berührt werden müssen.

Für Vertreter sämtlicher Klassen der amnionlosen Wirbeltiere kann der gleiche Satz über die Abstammung durch einwandsfreie Befunde belegt werden. Giacomini [27] — mehr provisorische — Annahme der Abkunft aus dem perivasalen Stützgewebe bei den *Cyclostomen* ist durch den Nachweis der Herkunft vom Coelomepithel für den Vornierenteil der Zwischenniere bei 6,5 mm langen Querdern hinfällig geworden (vergl. Textfigur 8). Für die *Selachier* kann auf die Ergebnisse von van Wyhe [100], Rabl [64]

und mir [61] verwiesen werden. Für alle Ordnungen der Amphibien haben Semons [72, 73], Brauers [12], Srdinkos [80], Souliés [79] und Albrands Untersuchungen den Beweis geliefert.

Für die *Vögel* und *Säugetiere* hat, um nur die letzte und reichhaltigste Arbeit zu nennen, Soulié [79] das gleiche geleistet.



Fig. 7.  
Schema der Entwicklung der Zwischenniere bei Reptilien.

Zwischennierenknospe bei *a* im Epithel (Tafel V, Abb. 4 u. 5); bei *b* in Ablösung begriffen; bei *c* abgelöst in gewöhnlicher Lage (Tafel V, Abb. 6 rechts); bei *d* in innigster Anlagerung an die Kapsel des Malpighischen Körperchens der Urniere (Tafel V, Abb. 9).

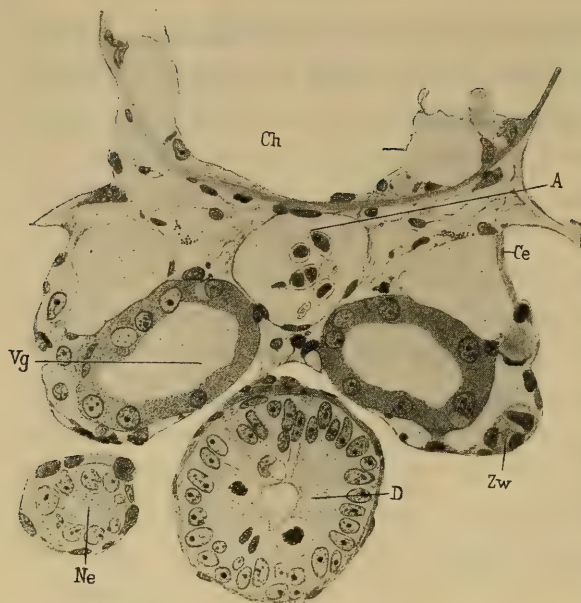


Fig. 8.

Anlage der Zwischenniere (zw) von *Petromyzon fluviatilis*  
6 mm lang.

Ch = Chorda; A = Aorta; Vg = Vornierengang; Ce =  
Coelomepithel; Ne = Nephrostom; D = Darm.

Von der Sicherheit dieses Satzes, dass im Coelomepithel die Quelle der interrenalen Knospen zu suchen sei, sticht seltsam genug das



Fig. 9.

Anlage der Zwischenniere (zw) von *Scyllium stellare*.

vg = Vornierengang, ch = Chorda, a = Aorta,  
mes = Gekrösewurzel.

Fügt man in die Lücke auf Grund der genannten Zeugnisse die Reptilien ein, so kann wohl mit Fug und Recht behauptet werden, dass, wie ein Blick auf die Textfiguren 8—13 lehrt, die Entstehung der Zwischenniere aus dem Coelomepithel als eine im Rahmen der geltenden Anschauungen und Methoden gesicherte Tatsache in das Lehrgebäude der vergleichenden Entwicklungsgeschichte aufgenommen zu werden verdient.

Schwanken der Angaben über die Ausdehnung der Zwischennierezone ab, schon bei den Lepidosauriern für sich allein betrachtet. Zudem sind alle Angaben über diesen Punkt recht ungenau. Das rostrale Ende verlegen alle Forscher in die Nachbarschaft des proximalen Keimfaltenanfangs: bald in die gleiche Höhe, bald um 50—60  $\mu$  (Soulié), bald um

ein oder zwei Glomeruli (Weldon), bald um ein nicht näher begrenztes Stück (v. Mihalcovics) cranialwärts von diesem Punkte. Über das distale Ende gehen die Meinungen noch weiter auseinander. Braun und Weldon lassen die Zwischennierenanlagen mit dem Ende, C. K. Hoff-



Fig. 10.

Anlage der Zwischenniere (*nn*) von *Hypogeophis rostratus* nach Brauer.

*ao* = Aorta, *vg* = Wolffscher Gang, *rcv* = rechte Kardinalvene, *n* = Nephrotom, *s* = Coelomepithel, *v* = Vene.

mann kurz vor dem am meisten caudalwärts gelegenen Teile der Keimfalte abschliessen; v. Mihalcovics mit der Grenze des ersten Drittels oder Viertels, Soulié mit etwa einem Punkte 0,5 mm distalwärts von ihrem Kopfe.

Auf den ersten Blick erscheint die Länge bei *Emys* etwa dem arithmetischen Mittel aus diesen Angaben zu entsprechen. Des Rätsels Lösung bietet indessen die Ontogenese einwandfrei dar. In der Tat ist fast jeder der Ausdehnungsgrade, den die Literaturdaten um-

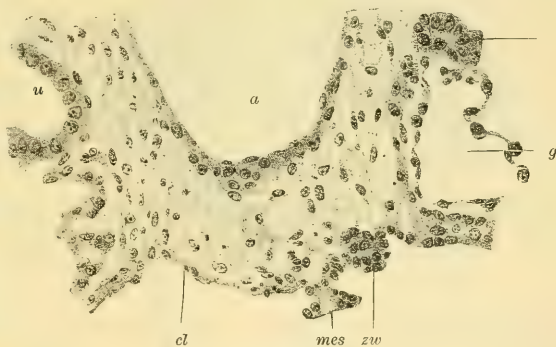


Fig. 11.

Anlage der Zwischenniere (*zw*) von *Emys europaea*.

*a* = Aorta, *u* = Urnierenkanälchen, *mes* = Gekröswurzel, *g* = Glomerulus, *cl* = Coelomepithel.

fassen, einmal Sitz der Zwischenniere: aber zu sehr verschiedenen Zeiten der Entwicklung. Die Angaben der Forscher gelten, wie aus den Erwägungen auf S. 221 f. hervorgeht, für sehr verschiedene Abschnitte der Bildungsgeschichte, vor allen zum grossen Teil für recht späte





Fig. 12.

Anlage der Zwischenniere (*zw*) von *Gallus domesticus* nach Soulié.

*gw* = Keimfalte, *zw'* = abgelöste Knospe, *ce* = Coelom-epithel, *a* = Aorta, *v* = Vene, *vre* = Vena renalis efferens.

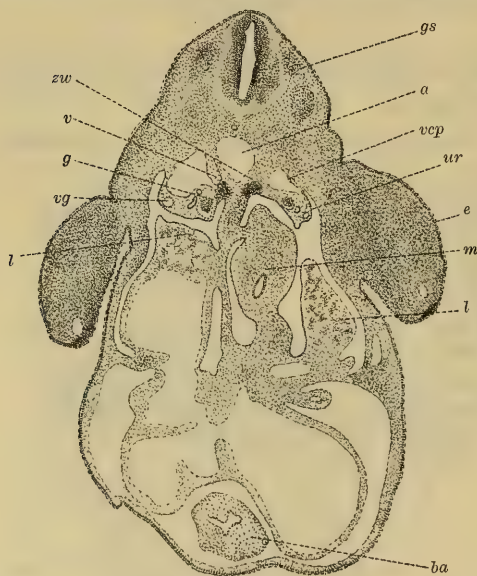


Fig. 13.

Anlage der Zwischenniere (*zw*) von Menschen 6 mm lang nach Soulié<sup>1)</sup>, gez. von Dr. Argand. *gs* = Spinalganglion, *a* = Aorta, *vcp* = Vena cardinalis posterior, *ur* = Urniere, *e* = Extremitätenanlage, *m* = Magen, *l* = Leber, *ba* = Bulbus aortae, *vg* = Vornierengang, *g* = Glomerulus, *v* = Vene.

Stufen: es sind also unvergleichbare Massangaben, die hier in Frage kommen; sie können daher naturgemäss erst bei der Erörterung der entsprechenden Periode gewürdigt, und hier nur die Frühstadien berücksichtigt werden. Als solche kommt die Masse von Weldon und von C. K. Hoffmann in Betracht.

Gesetzt den — recht unwahrscheinlichen — Fall, sie hätten alle die beobachteten Fortsätze der Kapseln der Malpighischen Körperchen richtig gedeutet, d. h. alle Sprossen seien der Urniere angelagerte abgelöste Zwischen-nierenknospen gewesen, so steht die Länge der Zwischen-nierenzone bei *Lacerta* gegen die bei *Emys* kaum zurück, und die Lage des Kopfendes ist bei der Schildkröte gegen die bei der Eidechse, wenn man Weldon folgt, um ein wenig nach rostralwärts, wenn man sich nach Hoffmann richtet, ein wenig nach caudalwärts verschoben.

<sup>1)</sup> Ich bin Herrn Prof. Dr. Soulié, Toulouse, für die lebenswürdige Überlassung dieser Zeichnung zu grossem Danke verpflichtet.

Bei diesem Vergleiche tritt eine empfindlich fühlbare Folge der Lücke der Entwicklungsreihe darin zu Tage, dass der Grössenwert bei *Emys* nicht mit absoluter naturwissenschaftlicher Sicherheit ermittelt werden konnte: denn hierzu würde nur ein Embryo berechtigen, der über die ganze Zone hin Knospen im Peritonealepithel aufwiese. Ein solcher fehlt aber in der Reihe, und nur vier Segmente (*Emys* IV) können als absolut gesicherte Masszahl gelten; die weiteren vier bis fünf sind nicht aus Tatsachen, sondern aus — allerdings recht glaubhaften — Deutungen erschlossen (s. S. 230 f.).

Da nun, wie sich sogleich zeigen wird, für die Schlüsse, die sich ziehen lassen, die grössere Ausdehnung der Zwischennierenzone den *ungünstigeren* Fall darstellt, so soll dieser die Grundlage der Folgerungen bilden, um ihnen desto einwandsfreiere Geltung zu schaffen.

Bezeichnet man die Körperabschnitte, die der Zwischennierenzone entsprechen, als *Zwischennierensegmente* und betrachtet — der überall gleiche Fehler entschuldigt die tatsächliche Unrichtigkeit der Annahme — das am meisten distalwärts gelegene Vornieren- und das am meisten proximalwärts gelegene Kloakensegment als feste Masspunkte: so kennen wir für die Squaliden (*Scyllium*) siebenundzwanzig, für die Coecilier (*Hypogeophis*) achtzig, für die Urodelen (*Amblystoma*) zwölf bis dreizehn Zwischennierensegmente, die beim Hai und bei der Blindwühlen den gesamten Raum, also 100 %, beim Axolotl 80 % der Körperabschnitte zwischen den beiden Messpunkten einnehmen.<sup>1)</sup>

Bei *Emys* entsprechen die beiden Grenzpunkte dem fünften und dem siebzehnten oder achtzehnten Spinalknoten. Der Zwischenraum fasst also 12—13 Körperabschnitte: *von diesen sind höchstens acht oder 66,7 % Zwischennierensegmente.*

*Es ist also nicht nur eine durch den Übergang vom fischartigen, langgestreckten, somitenreichen zum tetrapoden, kurzen, somitenarmen Körperbau leicht zu erklärende absolute, sondern auch eine hiervon unabhängige relative Verkürzung der Zwischennierenzone bei der Schildkröte gegenüber den Amnionlosen festzustellen.*

---

<sup>1)</sup> Auf der Textfigur 15 S. 269 sind für *Scyllium* (Strichpunktlinie), *Amblystoma* (Punktlinie) und *Emys* (ausgezogene Linie) die Längen der Strecke zwischen den festen Punkten als lotrechte Linien eingetragen (*a d*, *a' d'*, *a'' d''*). Die Strecken *b d*, *b' d'*, *b'' d''* geben die Ausdehnung der Zwischennierenzone für diese Tierarten an.

Von der Einbusse der Zwischenniere an Somiten um 33,3 % entfällt der kleinere Teil — 8,3 % — auf das Kopfende, der grössere — 25 % — auf das Schwanzende der Pronephros-Kloakenstrecke.

Leider kann mangels genauer Angaben in der Literatur der Vergleich nicht mit derselben zahlenmässigen Schärfe auf die höheren *Amniontiere* ausgedehnt werden: Soulié [79] bemisst die Länge des wuchernden Peritonealepithelbereiches beim Hühnchen auf 1 mm. Das sicherlich nicht die gesamte Zwischennierenzone einnehmende Interrenalorgan von *Emys f* misst 1,7 mm, die nicht mit absoluter Sicherheit zu bestimmende Anlage bei IV unbedingt 1,8—2,0 mm.

Für die Sumpfvögel enthält eine spätere Arbeit von C. K. Hoffmann [37] die Bemerkung, dass sich die Stränge, die er als Anlage der Nebenniere deutet, über neun Segmente erstrecken: hier, wie für *Lacerta* die Richtigkeit seiner Deutung (s. S. 244) vorausgesetzt, würde dieses absolute Mass etwa dem für *Emys* angenommenen entsprechen; ein relativer Ausdruck kann nicht berechnet werden. Noch weniger ist dies für die Säuger möglich: um nur einige Beispiele zu geben, verlegt Soulié [79] die Zwischennierenzone beim Schwein in die Gegend des Kopfendes und des oberen Drittels des Mesonephros, beim Hammel in das rostrale Drittel oder Viertel der Keimleiste; beim Maulwurf entspricht sie dem Kopfende der Urniere, beim Kaninchen bemisst er ihre Länge auf etwa 200  $\mu$ , beim Menschen auf 120  $\mu$ .

Mit allem Vorbehalt exakterer Messungen kann trotzdem ein vorläufiger Vergleich nur aussagen, dass auch für den Säuger gegenüber dem Sauropsiden eine Einbusse an Zwischennierensegmenten mehr als wahrscheinlich ist: denn bei diesem fällt zum mindesten ein sehr beträchtlicher Teil der Urniere und nahezu die gesamte Länge der Keimfalte in das Bereich der Interrenalknospen.

Dieses gewiss vorsichtig abschätzende Urteil lehrt die sicher festgestellte *absolute und relative Verkürzung der Zwischennierenzone beim Amniotenembryo gegenüber der Anamnierlarve als eine Erscheinung allgemeinerer Gültigkeit erkennen*.

Die Zwischennierenzone des Coelomepithels *wuchert nicht in ihrer gesamten Ausdehnung*, nicht im Zusammenhange, sondern es entstehen *zahlreiche gesonderte, solide Knospen*, die in ihrer Gesamtheit die



Anlage bilden. Es bildet sich nicht ein einheitliches Organ, sondern eine Reihe, ein System einzelner Körperchen: keine *Zwischenniere*, sondern ein *Zwischennierensystem* ist die Urform der „Nebennierenrinde“ bei der Schildkröte.

Für den Lepidosaurierembryo liessen bereits die Angaben Weldons und C. K. Hoffmanns, die ja allerdings eine Vielzahl der Anlagen annehmen *mussten*, ein ähnliches Ergebnis erwarten. Aus den Befunden von v. Mihalcovics kann mit Fug und Recht nur geschlossen werden, dass in späten Stadien die Rindenanlage aus Strängen besteht: ob sie aber als solche entstehen, ist bei der dem ungarischen Forscher zweifelsohne untergelaufenen Verwechslung mit Keimdrüsensträngen nicht mit Sicherheit zu erkennen: wenn seine Angaben auch immerhin schätzbare Anhaltspunkte für das *lange Bestehen* der Trennung der Gewebeinseln ergeben. Ein ihm nicht bekannter Befund des alten, so genauen Beobachters Rathke [67] an der Natter bestätigt die Richtigkeit dieser Annahme noch für sehr späte Stadien der Embryonalentwicklung; auch bei dieser schlossen sich caudalwärts dem Hauptkörper der „Nebenniere“ kleine Häufchen gleicher Substanz an, so dass der Ausdruck „System“ selbst für solche Stufen der Bildungsgeschichte seine Gültigkeit behält, wenn auch die Glieder des Systems sehr ungleich an Wert sind. In diesem Zusammenhang erscheint erst der oben (S. 197) erwähnte Befund von Pettit [58] an *Testudo mauretanica* in seiner vollen Bedeutung: bei diesem Chelonier ist die Diskontinuität der Anlage auch im erwachsenen Tiere nicht verschwunden, wie bei seinen Ordnungs- und Klassengenossen, sondern hat sich wie eine *Hemmungsbildung* erhalten. Natürlich kann diese Deutung ohne embryologische Befunde an der Spezies selbst oder wenigstens einem Vertreter der gleichen Gattung keinen Anspruch auf naturwissenschaftliche Sicherheit erheben: indessen dünkt die Annahme im Lichte der Embryologie der Chelonierzwischenniere die nächstliegende und der zweiten Deutungsmöglichkeit — nachträgliche Zerklüftung des einheitlichen Organes, wie sie Braun zur Erklärung des Baues bei seinen alten Lacertastadien anzunehmen gezwungen ist — an Einfachheit und Verständlichkeit überlegen. Gestützt auf diese — allerdings nur mit den genannten Einschränkungen



brauchbaren — Literaturangaben und die sicheren Beobachtungen an Emys kann der eben aufgestellte Satz vom *interrenalen System* auf die Reptilien im allgemeinen ausgedehnt werden, wenn auch hier wiederum der Crocodilierbefund noch fehlt.

Mit der Anerkennung eines Zwischennierensystems für die Reptilien fällt nun jeder Unterschied fort, der vergleichend-anatomisch ein unübersteigliches Hindernis für die Homologie mit der Anamnierzwischenniere zu bieten schien: hier wie dort findet sich *eine Reihe getrennter Körperchen, gleichen Ursprunges, gleichen Aufbaues, gleicher Lage*. Die Kette unzusammenhängender Epithelhaufen haben Soulié [79] für Rana, Albrand für Amblystoma, Brauer [12] für Hypogeophis, van Wyhe [100], C. Rabl [74] und ich [61] für die Haie und für Petromyzon [62] als Jugendform des später wie immer gestalteten Interrenalorganes nachgewiesen; und Petromyzon erhält sich, wie aus Giacomini's [27] Befunden hervorgeht, total, Hypogeophis zum Teil zeitlebens, alle andern Amnionlosen während eines langen Abschnittes ihres Larvenlebens die deutlichen Zeichen der einstigen Gestaltung.

Für die *höheren Amnioten* lassen sich aus H. Rabl's [63]<sup>1)</sup>, Aichels [1], Valentis [82, 83] usw., vor allem aber aus Soulié's [79] umfangreichen Untersuchungen eine Unzahl von Belegen zusammenstellen, die als Ausgangspunkt der Zwischennierenbildung eine Mehrzahl von Proliferationscentren bezeugen. Leider hat der französische Forscher die Bedeutung dieses Befundes nicht beachtet und

---

<sup>1)</sup> H. Rabl hat sich von der Form der ersten Knospen eine Vorstellung gebildet, die der der übrigen Beobachter nicht entspricht; nicht aus einzelnen von Urbeginn an *soliden* Knospen, sondern aus trichterförmigen Einstülpungen des Coelomepithels, die sich zu Epithelbläschen abschnüren und später solide werden, lässt er die Zwischenniere hervorgehen. Seine Abbildungen der solide gewordenen abgelösten Trichter und Bläschen sind sicherlich abgelöste Zwischennierenknospen; seine Zeichnung aus dem Trichterstadium harret noch der Erklärung, hängt aber mit der Entstehung des Interrenalsystems entschieden nicht zusammen. Keiner der späteren Untersucher hat trotz peinlicher Durchforschung der Serien jemals derartige Trichter als Vorläuferstadium gesehen: besonders Soulié hat nicht allein für das Hühnchen, sondern auch für den Wellensittich dieser Frage seine besondere Aufmerksamkeit zugewandt und nachgewiesen, dass die Ansicht von H. Rabl, dass die Zwischenniere vom Pronephros abzuleiten sei, jeder tatsächlichen Grundlage entbehre. Bei der ausführlichen Darstellung der Organogenese des Interrenalsystems von Petromyzon, die noch nicht abgeschlossen ist, wird die Theorie des pronephrischen Ursprunges der Zwischenniere im Zusammenhange zu erörtern sein.

die Gliederzahl und Ausdehnung des Zwischennierensystems nicht genauer angegeben. Vielleicht wäre es ihm im anderen Falle auch gelungen, die wenigen Beispiele einer „diffusen“ Wucherung des Coelomepithels, wie er sie von einigen Nagern und Huftieren beschreibt, in ihre Elemente, die Zwischennierenknospen, zu zerlegen. Allerdings hat auch Keibel [47] bei *Echidna* als frühestes Stadium der Entwicklung einen einheitlichen Wulst beschrieben, doch fallen diese Ausnahmen gegenüber der namhaften Menge anderer einwandsfreier Belege kaum ins Gewicht für die allgemeine Feststellung, dass auch bei den Säugern die Anlage in Form eines *Knospensystemes* die Regel ist.

Wiederum stechen von der allgemeinen Geltung, auf welche dieser Satz in der gesamten Wirbeltierreihe Anspruch hat, die Abweichungen sonderbar genug ab, die in den Einzelheiten herrschen: zumal was die *räumliche und zeitliche Verteilung der Knospen in der Zwischennierenzone* anlangt. Auch für diese Fragen erschwert das Fehlen eines Systems initialer Knospen in der Reihe die Beurteilung der Verhältnisse bei *Emys* beträchtlich.

Die *räumliche Verteilung* ist — das kann, wie oben erörtert, mit aller Sicherheit gesagt werden — auf sehr jungen Entwicklungsstufen der Schildkröte gänzlich regellos: sollte also jemals eine Anordnung bestanden haben, die irgend einem morphologischen Gesetze — der metameren, angiomeren, nephromeren Gliederung — gehorchte, so muss sie bei *Emys* schnell und restlos schwinden. Stets sind mehr Zwischennierenknospen anzutreffen, als der Zahl der Somiten, der Venenstämme, der Malpighischen Körperchen entspricht. Besonders ist für das primäre Bestehen einer *segmentalen* Ordnung kein einziger Anhaltspunkt ausfindig zu machen, etwa in der Verteilung der gleichalten Knospen in der Reihe.

Auch aus den literarischen Angaben für die Lepidosaurier lässt sich kein Beweismittel schöpfen, das einwandsfrei die Segmentierung des Systems dartäte: das Zeugnis von Weldon und C. K. Hoffmann, denen man zufolge ihrer Ansicht der Abstammung des Interrenalorgans von dem wenigstens ursprünglich metamer geordneten Malpighischen Körperchen diese Vorstellung noch am ersten zutrauen würde, darf hier nicht angezogen werden; denn weder gibt Weldon dieser Meinung Ausdruck, noch ist aus C. K. Hoffmanns Darstellung deutlich zu

ersehen, ob die Malpighischen Körperchen der ersten oder medialen Reihe, die allein Nebennierenstränge abgeben, mit den von ihm als primäre metamere Glomeruli bezeichneten Gebilden identisch sind. Dass v. Mihalcovics nicht auf den Gedanken an eine Metamerie kam, kann nicht Wunder nehmen. Die Frage der Metamerie der Zwischen-nierenknospen muss also wie für die Schildkröte, so auch für die Reptilien im allgemeinen unentschieden bleiben.

Bei den Amnionlosen haben die Untersuchungen von Petromyzon wenigstens für den Vornierenteil des Systemes, sowie die Befunde von Rabl [64] und mir für Pristiurus und Scyllium, endlich die Beobachtungen von Soulié [79] und Albrand für Rana und Amblystoma, teils mit Sicherheit (Petromyzon, Pristiurus, Amblystoma), teils mit einer an Sicherheit grenzenden Wahrscheinlichkeit (Scyllium, Rana) zu dem Ergebnis geführt, dass eine Metamerie des Zwischennierensystems auszuschliessen ist.

Für die segmentale Ordnung sind bei den Haien die Stimmen von Weldon [94], van Wyhe [100], C. K. Hoffmann [38], Aichel [1], bei den Amphibien von Brauer [12] anzuführen. Die Anhänger der Mesonephrostheorie fallen, wie früher [61] bereits ausgeführt, nicht ins Gewicht, die Angabe von van Wyhe ist am gleichen Objekte Rabl nicht zu bestätigen gelungen. Demgemäss muss für die Squaliden vorläufig im Sinne der Unwahrscheinlichkeit einer metameren Gliederung der Zwischennierenkette entschieden werden.

Bleibt also einzig und allein Brauers mit Sicherheit für Hypogeophis durchgeführter Nachweis einer solchen im gesamten Anamnierreiche bestehen. Da es sich hier um Tatsachen, nicht um Theorien handelt, so soll jede Erwägung, ob wir es bei den Coeciliern mit der Erhaltung primitiver Zustände oder mit einem sekundären Erwerb der strengeren Ordnung im Zusammenhange mit der zweifellos sekundär vermehrten Segmentzahl der Blindwühlen zu tun haben, unterlassen werden. Jedenfalls verdient die eigenartige Tatsache, dass es hier wie in der Keimblattlehre Amphibienembryonen sind, die gegenüber den niederen Anamniern besser als primitiv zu *deutende* Zustände erhalten haben<sup>1)</sup>,

<sup>1)</sup> Es sei hier eine persönliche Bemerkung gestattet. Ich war zuerst geneigt, ohne weiteres in der streng metameren Zwischennierenkette der Blindwühlen einen



alle Beachtung. Bei den höheren Wirbeltieren ist in keiner Literaturangabe von metamer gegliederten Interrenalanlagen die Rede.

Somit bleibt das Ergebnis dieses Vergleichs lückenhaft und muss durch neue Untersuchungen gesichert, vielleicht auch modifiziert werden: als vorläufige Entscheidung ist indessen festzustellen, dass unter allen Wirbeltieren bisher einzig und allein für den Hypogeophisembryo eine segmentale Zwischennierenkette nachgewiesen ist.

Das Urteil über die *Zeitfolge des Auftretens der interrenal Anlagen* kann sich bei Emys nur auf den einen Befund stützen, der als erste und einzige der Knospen deren eine in der Höhe des achten Spinalknotens nachwies (Embryo 1). Dieser Punkt entspricht etwa der Grenze des rostralen und mittleren Drittels der Zwischennierenzone: in welcher Reihenfolge sich dieser Initialsprosse die übrigen Glieder anschliessen, muss dahingestellt bleiben; auch für die Lepidosaurier liefert über diesen Punkt der Organogenese die Literatur keinen Anhaltspunkt. Wenn Weldon sich für das craniocaudale Fortschreiten der Entwicklung ausspricht, so kann diese Angabe naturgemäss auf eine länger dauernde Verbindung rostraler Partien mit dem Mesonephros gegenüber den distalen bezogen werden und fällt für die vorliegende Frage nicht ins Gewicht.

Ebenso aufklärungsbedürftig sind die entsprechenden Verhältnisse sowohl der meisten Anamnier, als der Amnioten: es ist nur unter besonders günstigen Verhältnissen, vor allem bei einem Überfluss an Material möglich, einen Einblick in diese Vorgänge zu gewinnen, wie es z. B. für Amblystoma gelungen ist: hier konnte Schritt für Schritt eine deutliche Entwicklungsfolge in craniocaudaler Richtung erkannt werden, dergestalt, dass während der überaus langen Dauer der ersten Phase das segmentweise Vorschreiten der Knospen im Embryokörper sich verfolgen liess. Die Literaturangaben versagen vollkommen, primitiven Zustand und die Urform des Systems zu erblicken, aus der die Gestaltung bei den übrigen Wirbeltieren abzuleiten sei. Mündliche Mitteilungen von Drüner wiesen mich demgegenüber auf die Möglichkeit hin, dass in der Organisation der Blindwühle vielleicht sekundäre Metamerie eine Rolle spiele, und erst die Untersuchung von Petromyzon, die den Mangel jeder segmentalen Ordnung der Knospen in der Zwischennierenzone zu Tage förderte, führte mich zu der Vorstellung, dass es sich tatsächlich beim Coecilier um sekundären Erwerb der Metamerie des Interrenalsystems handeln könne.



denn diese Einzelheiten der Morphogenese sind nirgendwo beobachtet worden: nur C. K. Hoffmann [38] erwähnt für *Acanthias*, dass sich dessen Interrenalorgan in craniocaudaler Richtung entwickle, meint aber damit, dass es sich in dieser Weise von der Urniere trennt.

Lange bevor die erste Phase der Organogenese bei *Emys* zum Abschlusse gediehen, setzten bereits die Erscheinungen ein, die den wesentlichen Inhalt der zweiten bildet: *die Ablösung der Knospen*.

Eine geraume Zeitspanne verstreicht noch, während der man einerseits Knospen im Coelomepithel, anderseits bereits vom Mutterboden getrennte Sprossen nebeneinander findet. Erst nachdem die embryonale Linse und der Augenstiel ihren Hohlraum endgültig verloren haben, das Labyrinthbläschen in die Differenzierung der Bogengangstaschen eingetreten, die Vorniere schon auf dem Wege der Rückbildung weit fortgeschritten ist, der Abgang der Arteria omphalomesenterica sich dem Vereinigungspunkte der Aortawurzeln zu nähern begonnen hat, die Keimfalte eine mächtige Leiste bildet, kurz bevor die ersten Spuren der Nachnierenknospen auftreten, beherrschen die abgelösten Sprossen allein das Bild; während sich die ersten schon lange zuvor, zu einem wegen der Lücke der Entwicklungsreihe nicht genau festzulegenden Zeitpunkte, gezeigt hatten.

Die Angaben der Anhänger des mesonephrischen Ursprungs, deren Beobachtungen man nach der gewonnenen Erkenntnis auf abgelöste und dem Gefüge der Urniere angelagerte Zwischennierenknospen beziehen muss, auf der einen Seite; auf der anderen die Schilderungen von v. Mihalcovics, nach denen Zusammenhänge der interrenalen Stränge mit dem Coelomepithel — stets die richtige Deutung und Beobachtung vorausgesetzt — noch für recht alte Embryonen angenommen werden müssen: machen es höchst wahrscheinlich, dass auch bei den Lepidosauriern die primären Zustände stellenweise im System lange erhalten bleiben, stellenweise schon sehr früh durch Ablösung der Knospen schwinden.

Dieses langandauernde „Nebeneinander“ solcher Partien, die im Verbande mit der Ursprungsstätte verharren und anderer, die sich schnell von allen Beziehungen befreien, ist ein *allgemein verbreiteter und für die Genese des Zwischennierensystems sehr bezeichnender*

*Zug:* Reste der einstigen Verbindungen weisen noch Spinaxembryonen von mehr als 30 mm auf, bei denen längst die Zwischenniere ihre organogenetische Vollendung erreicht hat. Für Amblystoma muss angenommen werden, dass bei Larven zwischen 20 und 30 mm sogar noch Neubildung in den distalen Partien stattfindet — eine Spätknospe im besten Sinne des Wortes.

Bei den höheren Amnioten beweist schon Vergleich der ungemein auseinandergehenden Literaturangaben über die Zeit der ersten Anlagen des Systems, dass hier oft tardive Knospen oder langer Bestand der primären Verbindungen eine irreführende Rolle gespielt haben müssen: besonders gilt dies für das Hühnchen, bei dem allerdings, wie Valenti [82] richtig betont, der Einfluss der Temperatur auf die Schnelligkeit der Entwicklung als schwer abzuschätzender Faktor eingreift. Sieht man aber, dass, während in der Norm als Zeitpunkt der Frühknospen der vierte Bruttag zu gelten hat, v. Mihalcovics noch am sechsten, ja Janosik [43, 45] gar bei 16—17 mm langen Embryonen, d. h. zu Ende der ersten Brutwoche, Proliferationen an der typischen Stelle wahrgenommen haben: so wird, vorausgesetzt, dass diese Wucherungen richtig erkannt und gedeutet worden sind, das Vorkommen von tardiven Interrenal sprossen nicht mehr angezweifelt werden können. Mangels genauer Angaben lässt sich diese Betrachtung auf die Säuger nicht ausdehnen.

Der *Ablauf der Lösung aus dem Verbande des Peritonealepithels* geschieht, was die einzelne Knospe anlangt, bei Emys in der denkbar einfachsten Weise: man findet solche, deren einer Teil schon das Bauchfellendothel als zarte Grenzlinie überkleidet, während der andere noch untrennbar mit dem Epithel zusammenhängt. Im allgemeinen kommen Stielbildungen nicht eben häufig zu Gesicht; in den wenigen Fällen sind sie breite Zellenstränge: das bedeutet wohl, dass die Trennung schnell eintritt.

Die *Lösung des gesamten Systemes als solchem* unterliegt bei Emys keiner streng geregelten Folge: nur *scheinen* die rostralwärts vom Abgange der Omphalo-mesenterica gelegenen, und unter diesen vielleicht mit die ersten initialen Knospen, sich erst verhältnismässig spät vom Epithel zu sondern, später als die z. T. sicherlich jüngeren Sprossen caudalwärts von diesem Punkte.

Es erinnert dieses Verhalten an Amblystoma, bei dem auch die rostralen Kettenglieder sich durch längeres Haften am Ursprungsorte auszeichnen, trotz ihres dort sicher bezeugten initialen Charakters. Die Regelmässigkeit im Ablaufe der Entstehung des gesamten Systemes wird von der Folgeweise der Lösungsphänomene auch beim Axolotl nicht erreicht.

Der einzige Fall recht regelmässigen Ablaufes der Sonderungsprozesse bildet Scyllium; man geht kaum fehl, wenn man dieses Abweichen mit der vorausgegangenen Verschmelzung der Einzelknospen zu einer kontinuierlichen Anlage in Beziehung bringt.

Bei den höheren Amnioten ist leider zu wenig auf diese Verhältnisse geachtet worden, um den Vergleich nach dieser Richtung zu vervollständigen.

Als unmittelbare Folge ist mit der Ablösung naturgemäss eine *Änderung in der Syntopie der Knospen* verknüpft.

Die *alten* topographischen Beziehungen werden aufgegeben, an ihrer treten *neue* in die Erscheinung: zu der ersten Kategorie gehört das Verhalten zum Coelomepithel, zur zweiten das zu den venösen Gefässen, zur Urniere und zur Keimleiste.

Der *Verlust der alten, der Neuerwerb andersartiger syntopischer Verbindungen* hat in der Geschichte der Embryologie der Zwischenniern eine höchst unheilvolle Rolle gespielt: dehnten die Beobachter ihre Untersuchungen nicht auf hinreichend jugendliche Embryonalstadien aus, entgingen ihnen infolgedessen die primären Verhältnisse, so mussten sie notwendigerweise die sekundär erworbenen topographischen Beziehungen als genetische deuten und so dem Irrtum über die Abkunft der interrenalen Anlagen zum Opfer fallen.

Dies mutet um so seltsamer an, als es sich herausgestellt hat, wie hartnäckig sich die Erinnerungen an die Entstehungsweise ganz allgemein in den Resten der einstigen ursprünglichen Verbindungen erhalten haben. Bei Emys zeigen sogar nach Eintritt der Ablösung einige Glieder der Knospenkette Anhänglichkeit an den alten Mutterboden: nicht alle entfalten die gleiche Beweglichkeit; die rostralen Knospen entfernen sich kaum nennenswert von der Epithelfläche, wandern, wenn überhaupt, so um wenige  $\mu$  nur in das Stützgewebe hinein (Abb. 7)



und bleiben dort liegen, die übrigen, die sich ihnen caudalwärts anschliessen, eilen schneller und weiter zum ventralen Umfange, bis zur Höhe der Aortaachse hinauf.

Analoga für *diese* Beobachtung sucht man bei den Lepidosauriern vergebens, in der gesamten Tierreihe zeigt nur das rostrale Knospenpaar von Amblystoma ein entfernt ähnliches Verhalten.

Das *Stützgewebe*, in dem die Knospen nunmehr ruhen und in dem sie besonders nach einigem Heranwachsen ausserordentlich scharf hervortreten, durchziehen besonders bei älteren Embryonen weitlichtige *venöse Gefässe*: und diesen lagern sich die abgelösten Inseln bei Emys ausserordentlich innig an, während die primitiven (Abb. 5) keine näheren Beziehungen zu ihnen aufweisen.

Dieser erste Neuerwerb bietet eines der besten Beispiele für den oben aufgestellten Satz, und so ist denn auch der erste Untersucher der embryonalen Entwicklung der Reptilienzwischenniere — Braun — auf die Ansicht geraten, dass aus dem Stützgewebe in der Umgebung dieser Venen die Inseln entstünden.

Zur Verbreitung dieser Anschauung trug erstens sicherlich die Vorstellung eines funktionellen Zusammenhanges der Blutgefässdrüse mit dem Blutgefässe, zweitens der histiologische Bau des fertigen Organes und drittens der in der Tat nachträglich entstehende überaus innige Zusammenhang bei, dessen alle Autoren gedenken und der nach Soulié gerade bei Lacerta zu einem förmlich hernienartigen Hineinquellen der Inseln in die Gefässlichtung führt.

Da in diesem Bilde die gleiche Täuschungsquelle in der Morphogenese aller Vertebraten wiederkehrt, so ist es nur wunderbar, dass sie nicht häufiger Veranlassung zum Irrtum lieferte.

Gerade für die *Amnionlosen*, z. B. die Schwanzlurche, ist die Hypothese niemals vertreten worden — und doch ist gerade hier die Beziehung schon auf den jüngsten Knospenstadien aufzufinden. Nur Giacomini [27] hat vorläufig für Petromyzon auf diese Anschauung zurückgegriffen — wie nicht anders zu erwarten war, konnte sie auch für das Neunauge durch Beobachtung junger Stadien widerlegt werden.

Für die *Säugetiere und Vögel* indessen liegen die Versuche, ihr Geltung zu verschaffen, in grösserer Zahl vor (u. a., besonders älteren,



Beobachtungen, solche von Brunn [16], Gottschau [30], Mitsukuri [55], Minot [54], Atkinson [3], Aichel [1]). Bald wurde das Stützgewebe als solches, bald insbesondere das perivasale als Quelle angesehen. Dass es nicht angeht, wie Aichel dies tut, mit der Phrase, das Gallertgewebe entstamme als „Mesenchym“ ursprünglich auch dem Epithel, den Sachverhalt zu verschleiern, liegt auf der Hand: im übrigen ist er, wie alle seine Parteigänger, durch die am gleichen Untersuchungsobjekte festgestellten Tatsachen längst widerlegt worden.

Auf die von Brunn [16] als Stütze des Ursprungs aus dem Bindegewebe angeführte vermeintliche Übereinstimmung der „Rindenzellen“ mit Stützgewebeelementen braucht nach dem heutigen Stande der histiologischen Forschung nicht weiter eingegangen zu werden.

Weit schwierigerer und mühevollerer Untersuchungen vieler Autoren bedurfte es, um die Folgen der unheilvollen sekundären Anlagerung an die *Urniere* auszunutzen.

Zur Zeit der Präparation mit Messer, Schere und Lupe entstanden, erbt sich die Idee eines Wesenszusammenhanges zwischen Wolffschem Körper und Nebenniere fort bis auf die neueste Zeit der Forschung und erforderte immer neue Anstrengungen zu ihrer Ausrottung: schon mit Johannes Müller [56] beginnt aber auch die Reihe ihrer Gegner.

Was zu ihren Gunsten ins Feld geführt wurde, kommt zum allergrössten Teile auf die Rechnung nachträglichen Erwerbes topographischer Beziehungen, nachdem die primären, genetischen in Verlust geraten sind.

Für Emys erhellt die Art und Weise dieses Geschehens ohne weiteres aus der Betrachtung der Abb. 4, 5 und 6. Die Knospen, die ursprünglich mit der Urniere gar nichts zu tun haben und weit von ihr entfernt entstehen, lagern sich von medialwärts her der Kapsel des Malpighischen Körperchens dicht an: doch bleibt eine trennende Stützgewebewand nachweisbar. Wie innig sich aber trotzdem später hier stellenweise diese nachbarschaftlichen Beziehungen gestalten, zeigt die Abb. 9, die einer älteren Embryonalstufe entnommen ist. Auch auf das Zeugnis von Wiedersheim [96, 97] kann hier verwiesen werden, der beim Crocodil die Nebennierenblasteme sich der Urniere eng anlagern sah.

Es kann somit nicht Wunder nehmen, dass, wie oben S. 224 ff. bereits angedeutet, auch für den Lepidosaurierembryo das Bild der Nachbarschaft zwischen Mesonephros oder Segmentalstrang und Interrenalanlage, das schon Braun wahrgenommen und warnend als eine Quelle möglicher Täuschung über die Genese dieser Teile gekennzeichnet hatte, in der Folgezeit so irreführend hat wirken können. Hatte doch bereits lange vor Braun die ersten Schritte zur Durchführung der Hypothese für das Reptil Waldeyer [93] auf Grund der topographischen Verhältnisse des ausgebildeten Organismus getan, und ihm schloss sich Leydig 1872 [49] an. Ihnen galt die Nebenniere als ein Restkörper der Urniere, ein Produkt ihrer partiellen Rückbildung, analog den Anschauungen, die His [34] über den Zusammenhang des Parovariums mit der Nebenniere beim Hühnchen entwickelt hatte.

Allerdings hatte schon Rathke [67] noch sehr spät immer einen Rest des Wolffschen Körpers als ockergelben Faden in der Nähe der Nebenniere gefunden; in die vollen Rechte eines selbständigen Organs musste sie für die Reptilien erst Braun wieder einsetzen.

Alle diese Tatsachen lassen sich erst richtig würdigen, wenn man sich an der Hand der Erfahrungen bei *Emys* und solcher Angaben über *Lacerta*, wie die von Soulié, der erst mit den stärksten Vergrößerungen bei 9 mm langen Embryonen die winzig zarte Stützgewebeplatte zwischen Nebennierenrinde und Urniere nachweisen konnte, recht vergegenwärtigt, wie innig die sekundären Beziehungen sind, die beide Organe zueinander nachträglich gewinnen.

Weldons Versuch eines embryologischen Beweises für die primäre Natur dieser Verbindung und C. K. Hoffmanns ebendahin zielenden Bestrebungen konnten schon oben (S. 226) als gescheitert zurückgewiesen und ihre Befunde auf Umlagerungen abgelöster Knospen zurückgeführt werden, ganz abgesehen davon, dass auf den Bildern des zuletzt genannten Forschers (Taf. XVIII, 18; Textfigur 4, S. 228) eine deutliche Grenze zwischen beiden Organen sichtbar ist.

Nicht immer ist die Art und Weise des Neuerwerbes der Beziehungen die gleiche, nicht immer sind es ferner die gleichen Partien der Urniere, denen die Interrenalanlagen sich zugesellen.

Im *Anamniareiche* ist die Hypothese erstens für die Selachier,

zweitens die Teleostier, drittens für die Amphibien verfochten worden: für *Pristiurus*, *Acanthias*, *Torpedo* von Weldon [94], Hoffmann [38] und Aichel [1], für die Lophobranchier von Huot [41, 42], für *Salamandra* von C. K. Hoffmann [39].

Der Hai besitzt überhaupt noch keine Urniere zu der Zeit, da die Zwischennierenknospen zu sprossen beginnen: *Myocoel und Splanchnocoel kommunizieren noch offen miteinander*. Dennoch besteht hier, zum Unterschiede von den übrigen Vertebraten, eine intime topographische Beziehung der Interrenalanlage zum Mesonephros, nämlich zwischen der Grundfläche, der die Zwischennierenknospe aufsitzt, und der medialen Wand der Urwirbelkommunikation, die später zur medialen und dorsalen Wand des Urnierenkanälchens wird: diese schliesst sich jener unmittelbar nach dorsalwärts an; es sind benachbarte, kontinuierlich zusammenhängende Epithelfelder, von denen das ventrale durch Wucherung zur Zwischenniery, das dorsale zu einem Teil des Urnierenkanälchens wird. Dadurch, dass dieses nach der Ablösung vom Myotom nach lateralwärts, hinten und unten hinuntersinkt, jene sich dorsalwärts emporwölbt, kommen beide, während sie vorher in dorsoventraler Richtung untereinander lagen, nunmehr in transversaler Richtung nebeneinander zu liegen und lassen sich stellenweise histiologisch nicht sondern. In der Entstehung sowohl als auch in der Art und Weise, in der die Trennung dieser Verbindung erfolgt, zeigt sich, wie früher [61] nachgewiesen wurde, ihr sekundärer, rein topographischer, nicht genetischer Charakter. Dort sind auch Aichels [1] beweislos vorgebrachte Behauptung, dass das Interrenalorgan durch Wucherung der medialen Wand der Urnientrichter entstehe, ebenso die Bilder und die Deutungen von C. K. Hoffmann [38] näher gewürdigt worden.

Bei dem Lophobranchier ist es der *Gang der Urniere*, der nach Huot [41, 42] durch Knospung die Zwischenniery liefern soll. Srdinko [81] ist es gelungen, wenn auch leider noch nicht mit absoluter Sicherheit die Genese der Stanniusschen Körperchen durch Wucherung des Coelomepithels zu beweisen, so doch sie sehr wahrscheinlich zu machen und, was hier vor allem in Betracht kommt, die Entstehung der Lehre Huots aufzudecken. Die Körperchen, in der Regel

bei den Lophobranchiern zwei an der Zahl, sitzen nämlich nach ihrer Ablösung dem Wolffschen Gange unmittelbar und gerade an der Stelle auf, wo er ziemlich scharf umbiegt, um in die Harnblase zu münden: bei nicht sehr eingehendem Studium entsteht in der Tat der Anschein, als ob das Lumen des Ganges sich in das Körperchen, in dem eine kleine Vene oft genug eine Lichtung vor-  
täuscht, fortsetze und beide in organischem Zusammenhange ständen. Dessen sekundäre Natur ist demnach auch für den Knochenfisch erwiesen.

Für das Amphibium, bei dem die initialen Knospen wiederum derart auftreten, dass von einer Urniere weder an der fraglichen Stelle noch zu dem betreffenden Zeitpunkte die Rede sein kann, hat Hoffmann [39], der auch für diese Tierklasse seine Theorie durchführen wollte, gar zur Konstruktion hypothetischer Urnierenkanälchen greifen müssen, über die er nichts Näheres aussagen kann, deren einzige Bestimmung offenbar darin besteht, die Knospen für die Zwischenniere dort zu liefern, wo in der Regel keine Urniere gebildet wird: nämlich in der Zone hinter dem Pronephros (der Zwischenzone der Autoren). Schon die Grösse der Larven — 33 mm — macht jeden unbefangenen Leser stutzig, doch will dieses nach den Erfahrungen über die Länge der ersten Phase nicht viel besagen. Um so mehr aber der an Ichthyophis (Semon [72]), Hypogeophis (Brauer [12]), Amblystoma (Albrand), Rana (Srdinko [80], Soulié [79]) direkt zu führende Nachweis, dass die Knospen dem Coelomepithel entstammen und sich dem Gefüge der Urniere nachträglich anlagern.

Dieser Modus des Neuerwerbes gilt auch für die höheren Amnioten: hier ist der Ausgangspunkt, hier das älteste Zeugnis der Bestrebungen, die das Interrenalsystem als morphologischen Bestandteil der Urniere werten wollen. Schon in Burdachs „Physiologie als Erfahrungswissenschaft“ (1828) findet sich die Lehre, dass die Nebennieren sich entwickeln, „indem ein Teil von der Masse der Harn-  
erzeugungsorgane, entweder der Nieren oder der Wolffschen Körper selbst, sich ablöst“. J. Müller [56] bekämpft diese Ansicht (1830, S. 25), Arnold [2] erneuert sie, Valentin [85] weist sie als irrig aufs neue zurück und erklärt die Nebenniere für eine selbständige Bildung auf



Grund von Untersuchungen an Hunden und Schaffruchten, doch Bischoff nimmt sie 1842 für das Rind wieder auf. His [34] deutet nun zuerst die seit Haller [33], Perrault [57], Blumenbach [8], mit grösserer Sicherheit seit Meckel [52] als Nebenniere anerkannten Körperchen am obern Nierenende der Vögel als Parovarium, als Restkörper der Urniere; auf Grund seiner Beobachtungen an hahnenfedrigen Hennen spricht sich Alexander Brandt [9, 10] für einen direkten Zusammenhang beider Organe aus: wie viel oder wie wenig Beweiskraft man diesen teratologischen, nicht ohne weiteres kontrollierbaren Tatsachen auch schenken mag, einen Zusammenhang der Nebennierenstränge mit dem Nebenhoden beim neugeborenen Hähnchen, wie ihn Brandt behauptet, habe ich ebensowenig jemals gesehen wie H. Rabl [63].

Die Idee eines Zusammenhanges fand nun in jüngster Zeit eine starke Stütze durch die Beobachtung, dass, wenn auch nicht, wie His-Waldeyer gelehrt hatten, der Urnierenrest die ganze Nebenniere liefert, dieser Restkörper dennoch in seinem Innern einen Teil des Zwischennierensystems, und keinen unwesentlichen, die sogenannte Marchandsche Nebenniere, enthalten kann. Aichel hat auf dieses Vorkommen besonderen Wert gelegt: indessen hat schon Pick [59] an seinen Vorstellungen berechtigte Kritik geübt, und in der Tat enthält die Entstehungsgeschichte dieser accessorischen Zwischenniere keinen zwingenden Grund, etwas anderes, als eine innige Anlagerung einer Zwischennierenknospe an das Gefüge der Urniere anzunehmen. Man stelle sich nur vor, dass dieses dann teilweise zurückgebildet mit dem Descensus verschleppt werde — und braucht dann keineswegs die Entstehung aus Kanälchen des Epoophoron, wie Aichel [1] dies will, anzunehmen; dass sich ein solches Körperchen um ein Urnierenkanälchen herumlegt, kann nicht als Beweis für die Art seiner Genese gelten, der überzeugende Nachweis von Knospen an den Kanälchen ist als nicht gelungen zu bezeichnen und auch von dem Autor nicht durch irgend eine Abbildung belegt worden.

Die übrigen rein auf embryologischem Gebiete gelieferten Beweisversuche von Semon [71] und C. K. Hoffmann [37] erledigen sich nach den gleichen Grundsätzen, wie bei den Reptilien, und sind durch die lange Reihe der Autoren — Janosik [43, 45], v. Mihalcovics [53],

Valenti [82], Fusari [23], H. Rabl [63], Soulié [79], Wiesel [99, 98], Keibel [47], Whitehead [95], Inaba [46], Roud [69] —, die alle einen direkten mesodermalen Ursprung des Interrenalsystems lehren, als widerlegt anzusehen.

Einer Missdeutung noch, die der Theorie zu Hilfe kam, soll hier gedacht werden, nur der Vollständigkeit halber, denn sie hat mit den Ablösungserscheinungen nichts zu tun. Aichel [1] hat Faltenbildungen des Coelomepithels, wie diese zuweilen bei einzelnen Säugetieren in der Zwischennierenzone vorkommen, für Urnientrichter gehalten und so die Theorie zu retten versucht, ist aber durch Wiesel [98] und Soulié [79] mit guten Gründen und Zahlenangaben über die Grösse der vermeintlichen Trichter widerlegt worden. Wo er übrigens keine Trichter fand, da mussten hypothetische Trichter herhalten, die sich auflösen und zu Grunde gehen, deren Zellen sich sodann im Stützgewebe verteilen sollen: die Nachkommen dieser Elemente bilden dann durch Zusammenlagerung die Epithelhaufen der Nebenniere!

C. K. Hoffmann [39] und Weldon [94] endlich schlugen, um Beziehungen organischer Natur zwischen Interrenalorgan und Mesonephros zu retten, Beziehungen, die ihnen eigentlich nach ihren eigenen Befunden mehr denn zweifelhaft hätten werden müssen, jener für den Hai, dieser für das Hühnchen einen letzten Ausweg ein: die Urniere solle sich durch Abgabe von Zellenmaterial nachträglich am Aufbau der Zwischenniere beteiligen. Beim Huhn hat die Nachuntersuchung durch Janosik [45] die Hypothese auch aus diesem letzten Schlupfwinkel vertrieben, beim Selachier noch nicht. Dass zumal bei nicht tadelloser Konservierung durch die innige Nachbarschaft solche Täuschungsbilder entstehen können, liegt auf der Hand; selbst wenn aber das Unwahrscheinliche hier Tatsache wäre, so würde sie immer noch unzulänglich sein, um auf sie eine Theorie des morphologischen Zusammenhanges zu gründen.

Es ist mithin der Mesonephrostheorie für die Amnioten durch Untersuchung aller Objekte, für die sie jemals aufgestellt wurde, Untersuchungen, die den direkten Beweis der Abstammung aus dem Peritonealepithel lieferten, einerseits, und anderseits durch die Beobachtungen über die nachträgliche Anlagerung an die Urniere aller Boden

entzogen. Nur für die Sumpfvögel, für die sie wiederum Hoffmann [37] durchzuführen versuchte, ist durch Nachuntersuchung keine direkte Widerlegung bisher erbracht worden und wohl auch nicht notwendig. Lehrreich ist aber der Vergleich seiner Abb. 2, Tafel II von *Totanus calidris* (s. Textfigur 14), die nach seiner Deutung die erste Bildungsstufe der Zwischenniere darstellen soll und mit geringer Phantasie



Fig. 14.

Anlage der Zwischenniere (*pc*) (cordon rénal) von *Totanus calidris* nach C. K. Hoffmann (37).

*cw* = Wolffscher Gang, *a* = Aorta, *rm* = Gekrösewurzel, *spl* = Splanchnopleura, *som* = Somatopleura.

auf die Abb. 9 der Tafel V von *Emys* zurückgeführt werden kann. Dieses Nebeneinander beleuchtet nicht nur die Differenz der Ansichten, sondern auch die Art ihrer Entstehung besser, als jede lange Darlegung dies vermöchte.

Alle Ableitungsversuche vom Mesonephros, mögen sie im besondern die Trichter, die Malpighischen Körperchen, die Kanälchen, den Gang als Quelle annehmen, sind somit als hinfällig und durch ältere Stadien der Entwicklung vorgetäuscht nachgewiesen: *Die Zwischenniere ist ein vom Mesonephros morphologisch vollkommen unabhängiges Organ.*

Während die Frage der Beziehungen zwischen Urniere und Mesonephros als hinreichend geklärt zu erachten sind, ist dies

für die *Verbindung mit den Keimdrüsenanlagen* leider noch nicht im gleichen Grade möglich gewesen.

Für die Entscheidung bei *Emys* wirkt hier wiederum die Lücke ausserordentlich störend, die den Nachweis von Knospen des Coelom-epithels in der Keimfaltenregion verhinderte. Nach der Ablösung aber ähneln gerade bei den jüngsten Embryonen die Knospen den Keimdrüsensträngen, z. T. leider infolge ungünstiger Behandlung der

beiden in Betracht kommenden Emyden in so hohem Grade, dass ein endgültiges Urteil nicht ausgesprochen werden kann, wenn man nicht mit naturwissenschaftlich nicht unbedingt sicheren Tatsachen rechnen will.

Lage und Aussehen indessen gestatten bei einer nur wenig älteren Schildkröte (*f*) die Trennung einwandfrei durchzuführen, und von jetzt kann für die ganze Entwicklungsreihe mit Sicherheit eine morphologische Verbindung, sei es mit dem Gewebe der Keimfalte selbst, sei es mit den Keimdrüsensträngen, gelehrt werden. Bei aller gebührenden Vorsicht kann man sagen, dass, wenn wirklich ehemals — wofür ebensowenig der Schatten eines Beweises zu erbringen ist, wie für das Gegenteil — Zusammenhänge Zwischennierenknospen und Keimfalte verknüpften, diese alsbald und zwar sehr rasch verschwinden, rascher als die noch wohl nachweisbaren Verbindungen mit dem Coelomepithel. Besonders das zwischen beiden Organen liegende Venengeflecht trennt sie bei seiner mächtigen Entwicklung auf ausserordentlich weite Strecken voneinander.

Wiedersheims beiläufige Bemerkung, nach der beim Crocodil-embryo die Blasteme der Nebenniere dem Gewebe der Keimfalte „gleichen“, ohne dass näherer Verbindungen überhaupt Erwähnung getan wird, ist die einzige Literaturangabe, die in den Rahmen der für Emys gegebenen Darstellung hineinpasst. Alle anderen Autoren wissen über Beziehungen sowohl von weit grösserer Innigkeit, als auch von weit längerer Dauer zu berichten, als mit den Tatsachen bei der Schildkröte in Einklang zu bringen ist.

v. Mihalcovics' unbewiesene — weil, wie oft erwähnt, auf nicht beweiskräftige Stadien gegründete — Annahme, dass rostralwärts von der Keimleiste die Zwischennierenstränge durch direkte Proliferation des Coelomepithels entstehen, erscheint im Lichte der Emysergebnisse in besserem Lichte: für die im Bereich der Geschlechtsfalte sprossenden Stränge nimmt er bei seinen alten Stadien innige Zusammenhänge mit den Keimdrüsensträngen wahr. Er erklärt sie durch die Ausführung, dass eine Verbindung zweier aus dem gleichen Gewebe in benachbarten Bezirken entstehenden Organe nichts Wunderbares habe; nur dass er nicht einen direkten, sondern einen indirekten Ursprung der Keimdrüsenstränge annimmt, macht die Vorstellung etwas schwierig;



diese bilden sich nach seiner Meinung innerhalb der Keimfalte selbst durch Zusammenlagerung der Nachkommen von Epithelzellen, die einst in das Gewebe hineingewandert waren, und man sieht nicht recht, wie sich diese Elemente die doch einmal durch das Ausscheiden ihrer Vorfahren aus dem Epithelverbande verlorenen Beziehungen zum Nachbarepithelbezirke und seinen Abkömmlingen erhalten sollen. Im letzten Grunde würde das auch einen Neuerwerb darstellen.

Auch die übrigen Angaben über die Lepidosaurier, die einen Zusammenhang des distalen Zwischennieren- und des proximalen Keimfaltenendes erwähnen — von Weldon, Hoffmann, Soulié —, beziehen sich lediglich auf ältere Embryonalstadien, können also ebensowenig wie v. Mihalcovics' eigene Befunde zur Begründung des Satzes dieses Autors herangezogen werden, dass die Nebenniere ein abgetrennter Teil der geschlechtlich indifferenzierten, also auf einem niedrigeren Stadium der Entwicklung verharrenden Geschlechtsdrüsen darstelle, die mit erfolgter Trennung eine andere physiologische Funktion übernommen habe. Sie gestatten vielmehr genau mit dem gleichen Rechte die Deutung als Neuerwerb der abgelösten Zwischennierenknospen; so lange nicht die Tatsachen auf einwandsfreie Beobachtungen hin festgestellt sind, sei es für die Lepidosaurier, sei es für einen Hydrosaurier, bleibt die Frage: sekundäre oder primäre Verbindung? unentschieden.

Ein anderes aber kann mit Sicherheit ausgesprochen werden: die Verbindung ist bei den Lepidosauriern von ungemein *viel längerer Dauer*, als bei Emys.

Zeigen das schon die genannten Befunde in den sogenannten jüngsten Stadien, so erhellt dies noch viel klarer durch die weiteren Angaben der Autoren: nach Soulié sind bei den Eidechsen von 10 mm Länge die Organe völlig gesondert, nach Weldon erst bei 18 mm langen Embryonen, nachdem die ersten histiologischen Unterschiede sich bei 10 und 11 mm langen bemerkbar gemacht haben. Nach C. K. Hoffmann aber tritt eine Sonderung erst dann ein, wenn die Keimdrüsen bereits als Ovar oder Hoden kenntlich sind, eine Entwicklungsstufe, die nach v. Mihalcovics [53, S. 429] *Lacerta* erst bei 22—25 mm Länge erreicht. Gelegentlich konnte ich bei einem 5 mm langen Embryo

von *Cnemidophorus sexlineatus*<sup>1)</sup>, einer Ameivide, die Ablösung zum grössten Teile bereits vollkommen durchgeführt sehen (Abb. 11, Tafel V); an den Stellen, wo sie noch nicht eingetreten ist, konnte zwar innige topographische Nachbarschaft festgestellt werden, eine so innige, wie kein Emysembryo jemals sie zeigt: immer aber waren beide Organe auf den ersten Blick zumal an dem Aussehen und der Grösse der Kerne leicht zu unterscheiden.

Im Reiche der *Amnionlosen* sind Verbindungen der Zwischen-niere mit der Keimdrüsenanlage unbekannt: schon der Umstand, dass jene an Orten und zu Zeiten entsteht, wo an eine Geschlechtsdrüsen-anlage kein Gedanke sein kann, wie bei *Petromyzon*, bei *Scyllium*, bei *Hypogeophis*, entzieht der Idee eines primären Zusammenhanges für diese Tierklassen von vornherein den Boden.

Diese Beobachtung ist nicht der geringste Grund dafür, in den Beziehungen, die die *Amnioten-Zwischenniere* zur Keimfalte zeigt, falls sie sich wirklich als morphologisch-genetisch begründet und nicht als ontogenetischer Neuerwerb der Knospen nach der Ablösung rein topographisch erklären lassen sollten, jedenfalls *phyletisch* einen Neuerwerb zu erblicken.

Bei den Vögeln und Säugetieren ist das Vorhandensein der Beziehungen zwischen Geschlechtsdrüsenanlage und Interrenalorgan nicht zu leugnen und schon lange bekannt: nur die *Deutung* ist strittig. Befunde der Art aus dem Gebiete der Teratologie, der Pathologie, der Physiologie und der vergleichenden Anatomie und der Topographie bei älteren Foeten, wie sie Meckel [52], den Vater des Gedankens eines Wesenszusammenhanges zwischen Keimorgan und Nebenniere, leiteten, halten naturgemäss der morphologischen Kritik von heute nicht stand. In neuerer Zeit haben Janosik [43, 45] und Fusari [21, 23] am eindringlichsten diese Theorie vertreten; v. Mihalcovics, der bei den Reptilien den Zusammenhang so apodiktisch wertete, findet ihn bei den Vögeln undeutlich, bei den Säugern verwischt.

Das Gemeinsame aller dieser Untersuchungen scheint darin zu liegen, dass die Autoren von vornherein Keimdrüsenstränge und

<sup>1)</sup> Die Serie stellte mir Herr Dr. Broman aus Upsala bei seinem Aufenthalt in Berlin zur Verfügung, wofür ich ihm hier nochmals meinen herzlichsten Dank sage.

Zwischennierenstränge nicht mit der nötigen Schärfe auseinander gehalten haben: besonders für Janosiks Befunde geht dies aus einer Bemerkung hervor, dass er auch in solchen Strängen „Ureier“ gefunden, die er als Anlage der Nebenniere deuten zu sollen meinte. Er war geneigt [45, S. 13], daraufhin die Bedeutung der Archigonocyten anzuzweifeln; gewiss liegt es viel näher, an der Qualität der Stränge als interrenale Zweifel zu hegen, zumal im Verein mit seinen anderweitigen Bemerkungen über ihre Ausdehnung über das ganze Keimleisteengebiet und über das erst in späteren Stadien so viel stärkere Hervortreten der Beziehungen dieser Stränge zur Nebenniere. Das passt alles viel besser zu einer sekundären, topographischen, als zu einer primär genetischen Beziehung. Und nachdem Valentis gewissenhafte Untersuchung einwandsfrei die selbständige Entstehung der Zwischenniere dargetan hatte, gewinnen Souliés Beobachtungen, dass in der Tat die Zwischenniere sich nachträglich infolge ihrer Grössenzunahme, wie mit der Leber, der Urniere, den Venen, so auch mit der Geschlechtsdrüse in Verbindung setze, für diese Ansicht noch höhere Bedeutung.

Für die Vögel sind — Janosik hat dies besonders betont, und ein Vergleich der Angaben der Beobachter bestätigt es — die Verbindungen erstens örtlich weit beschränkter, zweitens um vieles vergänglicher, als bei ihren kaltblütigen Verwandten, und mutatis mutandis ist für die Säugetiere wiederum das gleiche gegenüber den Vögeln festzustellen.

Als vollwichtige Gegengründe lassen sich der Anschauung eines engen morphologischen Zusammenhanges entgegenhalten:

1. Die Proliferationen in der Zwischennierenzone beginnen bei vielen Tieren früher, als die der Keimzone.
2. Die Zwischennierenzone liegt viel weiter medialwärts als die Keimzone, und ihre Ausdehnung in craniocaudaler Richtung variiert völlig unabhängig von der Geschlechtsanlage.
3. Die Keimzone proliferiert als kontinuierlicher Streifen, die Zwischennierenzone typisch in Form von isolierten Wucherungscentren.

Nach *Zeit*, *Ort* und *Art* sind demnach beide Anlagen ihrem Wesen nach verschieden: diesen Tatsachen der Keimesgeschichte reiht

sich die stammesgeschichtliche Wahrnehmung an, dass den niederen Wirbeltieren die Beziehungen von Geschlechtsdrüse und Interrenalorgan ganz fremd sind, dass ihre Spuren mit Sicherheit erst bei den Amnioten und auch dort nicht bei allen Spezies nachweisbar werden: C. K. Hoffmann [38] stellt die Tatsachen im Grunde der Theorie zuliebe auf den Kopf, wenn er „trotz der grossen Übereinstimmung in der Anlage“ und, wie wir hinzufügen können, auch im Bau, eine vollständige Homologie des Interrenalkörpers der Selachier und der „Substantia corticalis“ der Amniotennebenniere aus dem Grunde nicht anerkennen will, weil die Zwischenniere bei jenen weit getrennt, bei diesen in inniger Nachbarschaft miteinander entstehen.

Es gehören im weiteren Sinne zu der Erörterung der morphologischen Beziehungen zwischen Keimdrüsen und Nebennieren auch die Beobachtungen von Creighton [18, 19], die von einer überraschenden Ähnlichkeit der Rindensubstanz mit Zellen geschrumpfter Ovarialfollikel berichten, Ähnlichkeiten, die in der Tat so weit gehen, dass man sich oft von neuem durch solche Bilder täuschen lässt. Bei manchen Tieren, z. B. der Katze und dem Kaninchen, ist oft das Stroma des Ovariums von der Nebenniere nur mit grösster Mühe zu unterscheiden. Diese Bildungen sind indessen gleicher Abstammung aus dem Peritonealepithel, die einen als Derivate der Zwischennierenzone, die anderen, die Sexualstränge, als Derivate der Keimzone: daher ihr überraschend gleichartiges Aussehen nicht Wunder nehmen kann, zumal wenn man bedenkt, dass die Neigung dahin geht, diesen Zellen auch ähnliche Funktionen „innerer Sekretion“ zuzuschreiben; aber funktionelle und histiologische Ähnlichkeit ist noch kein Beweis einer morphologischen Identität, der morphologische Wert nahe beieinander im dorsomedialen Leibeswinkel gelegener Coelomepithelbezirke ist eben ein recht verschiedener. Auf engem Raum drängen sich Zellen, deren Enkel in die Keimdrüsen, die Urnieren oder die Zwischenniere aufgehen oder als Deckepithel, wie auf der Mesenterialwurzel zeitlebens liegen bleiben.

Die Keimesgeschichte lässt gewiss nicht verkennen, dass von allen Organen Interrenalsystem und Genitaldrüse noch am nächsten miteinander verwandt sind: verwandt indessen nicht im Sinne von



Mihalcovics [53] und Janosik [45] mit der Bedeutung genealogischer Unterordnung; sondern die Beziehung lässt sich vielmehr etwa als die zweier gleichstehender Descendenten eines gemeinsamen Ahnen — des Peritonealepithels — kennzeichnen.

Und dass diese Verbindung gerade bei den Amnioten allein sich verwirklichte, dafür liegt der innere Grund in der *Steigerung der Intensität der Wucherungsvorgänge*, die bei ihnen gerade in den der Keimdrüsenanlage benachbarten Bezirken allein zur Zwischennierenbildung führen. Der innere Grund aber jener Intensitätssteigerung wird alsbald klar werden.

Trägt man die Längenausdehnung der Zwischenniere bei Emys, bewertet nach der jeweils für jeden einzelnen Emysembryo gültigen Massstabe, den Spinalknoten, als Ordinate, die Embryolängen — dort wo sie nicht allein ausschlaggebend sind, mit gebührender Berücksichtigung des allgemeinen Entwicklungsgrades — als Abscissen auf, so erhält man die ausgezogene Kurve auf der Textfigur 15. Auf absolute Richtigkeit kann bei der immerhin geringen Zahl der ermittelten Kurvenpunkte — 15 — natürlich kein Anspruch erhoben werden: doch genügt sie, um das sonderbare Verhalten des dargestellten Wertes in seiner Abhängigkeit von dem Heranwachsen des Embryo zu verdeutlichen.

Ihr steiler Anstieg bedeutet, dass die gesamte Zwischennierenzone verhältnismässig rasch von Knospen besetzt wird, ihr sanftes Abfallen, dass langsam die Länge des interrenalen Systems sinkt, oder mit andern Worten, dass das Missverhältnis zwischen Grösse der Schildkröte und Länge der Zwischennierenzone sich langsam, aber unaufhaltsam steigert: schliesslich ist sie auf nur noch etwas über 7% oder, wenn man selbst von dem niedrigsten Werte bei 28 mm (Emys XIV) absieht, auf 17% ( $c'' d''$  gegen  $b'' d''$ ) ihrer ursprünglichen Grösse zusammengeschrunpft. Dieser Wert ist auf der Senkrechten, die in dem Punkte der höchsten Erhebung der Kurve entspricht, durch ihren verstärkten Abschnitt angegeben.

Wie kommt diese Verkürzung zu stande? Einmal liegt die Möglichkeit auf der Hand, dass Wachstumsdifferenzen zwischen den als Masseinheit verwandten Abständen der spinalen Knoten hier mit-

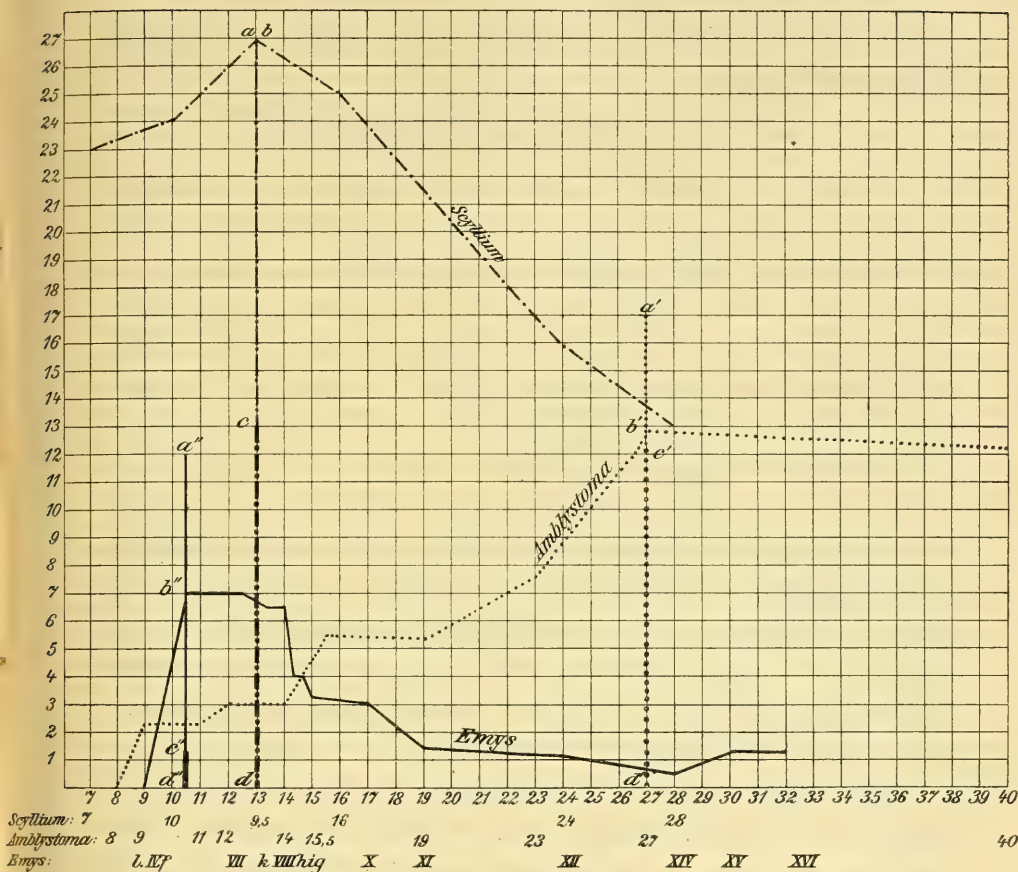


Fig. 15.

Die Zahleneinteilung der Ordinate bezieht sich auf die Körperabschnitte des Embryo, gemessen nach Spinalknotenpaaren, die der Abscisse auf die Längen der Embryonen in Millimetern, mit gebührender Berücksichtigung des morphologischen Entwicklungsgrades (z. B. Scyllium 9,5 mm älter als Scyllium 10 mm). Die Längen der im höchsten Punkte der Kurve errichteten Lote ( $a d$ ,  $a' d'$ ,  $a'' d''$ ) veranschaulichen die Zahl der Körpersegmente zwischen Pronephros und Kloake. Auf jeder von ihnen wird durch den Schnittpunkt mit den zugehörigen Kurven eine Strecke abgegrenzt ( $b d$ ,  $b' d'$ ,  $b'' d''$ ), die die ursprünglich vorhandene, maximale Zahl an Zwischenniereensegmenten umfasst, die bei der betreffenden Art überhaupt erreicht wird. Der Teil des Lotes, der die Kurve überragt ( $a b$ ,  $a' b'$ ,  $a'' b''$ ), umfasst den freien, zu keiner Zeit von Zwischenniereknospen besetzten Abschnitt der Strecke Pronephros-Kloake: er ist bei Scyllium gleich 0. Der verstärkt gezeichnete Fussteil ( $c d$ ,  $c' d'$ ,  $c'' d''$ ) jeder Senkrechten versinnlicht die Ausdehnung des Zwischenniereensystems in seiner Verkürzung, in der es jeweils bei den ältesten Embryonen gefunden wurde. Die Strecke des Lotes zwischen den Schnittpunkten mit der Kurve und der Spitze des verstärkt gezeichneten Teiles ( $b c$ ,  $b' c'$ ,  $b'' c''$ ) verdeutlicht mithin in jedem Falle den Betrag der Verkürzung.

spielen. Diesen Einwand entkräftet ein Vergleich der absoluten Längenwerte in mm:

<i>Emysembryo</i>	<i>Länge der Zwischenniere in mm.</i>
f.	1,7
VII.	<b>2,2</b>
k.	1,6
VIII.	1,85
h.	1,4
i.	1,5
g.	1,0
X.	1,35
XI.	1,0
XII.	0,985
XIV.	<b>0,92</b>
XV.	1,0
XVI.	0,8

Die grössere Unregelmässigkeit dieser Reihe im Vergleich zum Kurvenbilde kann weiter nicht überraschen; das Variieren einer Grösse darf losgelöst von allen Abhängigkeiten eben nicht betrachtet werden: und trotzdem sinken auch die absoluten Längenwerte in der Entwicklungsreihe ständig ab. Eine Täuschung durch die Massmethode ist demnach auszuschliessen.

Zwei Wege sind es im wesentlichen, die zur Reduktion des Längenwertes führen. Beide lassen sich direkt beobachten. Der erste und wichtigste besteht in einer *partiellen Rückbildung der abgelösten Knospen*.

Am rostralen Ende der Reihe verlieren einzelne Epithelhaufen ihr charakteristisches Aussehen, ihr Bau wird lockerer, der dichte, feingekörnte Zellenleib schwindet, in den Kernen treten pyknotische Figuren auf: besser als alle Beschreibung erhellt dieser Vorgang aus dem Vergleiche der Abb. 7 und 8 der Tafel V. Lücken in der Knospenkette werden sichtbar, wie beim Embryo V (s. S. 205) auf der einen Körperseite, und ein Bezirk, der ehemals bei jüngeren Embryonen zur Zwischennierenzone gehörte, liegt frei von Knospen da, wie z. B. der Raum zwischen dem 7. und 9. Spinalknoten derselben Schildkröte auf der andern Körperseite.

Durch Beobachtungen solcher Art kann der Verlust an interrenalem Gewebe rostralwärts des Abganges der Arteria omphalo-mesenterica,

der sich nur wenig, etwa um einen Körperabschnitt, caudalwärts verschiebt, in dem Raume zwischen dem Spinalganglion 6 und 9 nachgewiesen werden.

Dieser Unterabschnitt der Zwischennierenzone soll als *Zone der vergänglichen Anlagen* von dem Reste, der *Zone der Daueranlagen*, unterschieden werden.

Dadurch nun, dass in jener bereits Knospen, z. B. beim Embryo *f*, zu Grunde gegangen und nicht mehr nachweisbar sein könnten, während diese sich möglicherweise noch weiter schwanzwärts, als es bei jungen Schildkröten der Fall ist, auszudehnen vermag, kommt man zu der Vorstellung, dass *im ganzen* noch mehr Körperabschnitte, als in der oben aufgestellten, sehr vorsichtigen Berechnung auf Grund aller *gleichzeitig* wahrnehmbaren Knospen angenommen wurde, ursprünglich Zwischennierensegmente gewesen sind, mindestens acht oder neun: doch mag es, um der Versuchung zu entgehen, die *günstigsten* Zahlen für die Theorie zu verwerthen, mit der Siebenzahl sein Bewenden haben.

Die teilweise Auflösung der Knospen reicht aber nicht aus, um den Gesamtabfall des Wertes zu erklären: zumal die Verkürzung am distalen Ende muss auf *Lageverschiebungen*, auf *Concentration* bezogen werden. Ein Zugrundegehen interrenalen Gewebes lässt sich hier nicht sicherstellen.

Diese Lageverschiebung hängt zeitlich aufs innigste mit den *Verschmelzungserscheinungen* zusammen, die die isolierten zahlreichen Epithelhaufen in *einen einheitlichen Körper* umwandeln.

Es lässt sich zunächst nachweisen, dass die einzelnen abgelösten Knospen an Grösse zunehmen (vergl. Abb. 11 von Cnemidophorus) und zu längeren Strängen auswachsen, die meist parallel der Längsachse des Körpers orientiert sind; natürlich nicht unmittelbar wahrzunehmen ist der Verschmelzungsvorgang: man kann ihn erschliessen aus der vielbuchtigen, zackigen Gestalt des Hauptkörpers, die sich bei der Rekonstruktion des Gebildes ergibt. Einzelne Haufen hängen ihm durch schmalere Brücken an, als ob sie eben erst in der Gemeinschaft aufgenommen seien, und eine Unzahl kleiner Haufen lagert ihm dicht an, nur durch schmale Stützgewebestreifen von ihm getrennt.



Die Verschmelzung greift nicht von der einen Körperhälfte auf die andere über, die beiden Antimeren bleiben stets voneinander gesondert.

Nicht *alle* Inseln gehen indessen in den Hauptkörper ein; einzelne bleiben für sich bestehen. Dies ist besonders am vorderen Ende in der Zone der vergänglichen Anlagen leicht festzustellen, weil hier in der Kette durch den Schwund zwischenliegender Knospen Lücken entstehen (Emys VII, *h*, *i*) und die rostralen Knospen im allgemeinen eine grössere Neigung zur Selbständigkeit verraten. Es charakterisiert sich dadurch für Emys im wesentlichen die Zone der vergänglichen Anlagen als Zone der Nebenkörperchen, die Zone der Daueranlagen als die der Hauptkörper.

Wie lange bei der Schildkröte accessorische Körperchen des Interrenal-systems sich erhalten, ob solche ferner auch durch Liegenbleiben bei dem Concentrationsprozess oder sekundär durch Abspaltung vom Hauptkörper durch dritte Gewalten (Gefässe, Stützgewebe) entstehen können, ist nicht zu sagen. Von dem erwachsenen Tiere ist ein Befund von Nebenkörperchen nicht bekannt.

Das Ergebnis beider Verkürzungsprozesse, der *Reduktion* und *Concentration* unter gleichzeitiger Verschmelzung, das oben zahlenmässig dargestellt wurde, bedingt gewaltige *Umgestaltungen in der Syntopie*.

Ehedem überragte die Zwischennierenzone die Keimleiste um ein grosses Stück, um drei Segmente rostralwärts, um einen etwas geringeren Betrag — zwei Segmente — den Ursprung der Arteria omphalo-mesenterica. Beide, das Gefäss wie das Kopfende der Geschlechtsfalte, sind zu dieser Zeit ziemlich feste, nur geringen Schwankungen unterworfenen Punkte. Jener liegt stets etwa in der Gegend des 8. bis 10., dieser des 9. bis 11. Knotens. Beide kreuzt das Kopfende der Zwischenniere auf seinem Wege schwanzwärts, jener etwas früher (Emys *i*), dieser etwas später (Embryo IX, X), um dann dauernd distal vom Beginn der Keimdrüse zu lagern. Die Gesamteinbusse am proximalen Ende beträgt etwa fünf Segmente.

Das Schwanzende der Keimleiste wird von dem der Interrenalzone zunächst nicht erreicht; aber infolge einer geringen Verschiebung

nach hinten, zusammen mit einer Verkürzung der Keimfalte, nähern sie sich, fallen sogar eine Zeitlang zusammen; dann aber verkleinert sich die Zwischenniere schneller als das Geschlechtsorgan, und so kommt ihr caudales Ende rostralwärts von dem der Keimleiste zu liegen. Die Einbusse am distalen Ende beträgt etwa ein und ein halbes bis zwei Segmente.

So sind es schliesslich nur die mittleren Teile der Geschlechtsdrüse, die mit dem Interrenalorgan in die gleiche Embryogegend fallen.

Aus dem Vergleiche der Angaben über die Lepidosaurier lässt sich, sofern man einmal die Irrtümlichkeit ihrer Deutungen als „erste Anlagen“ erkannt hat und sie dann mit genauer Würdigung der Zeitangaben aufreicht, schon die grundlegende und wichtige Beobachtung herauslesen, dass auch bei ihnen die Länge des werdenden Zwischennierensystems mit dem Heranwachsen des Embryos sich nicht vergrössert, sondern verkleinert.

Es ist Hoffmanns Verdienst, zum erstenmal diese Tatsache, wenn auch nur in späteren Stadien, bemerkt zu haben; allerdings meint er gerade, dass bei *Lacerta* sich mit dem *hinteren* Ende der Geschlechtsleiste auch hier die ventralen wie die dorsalen Fortsätze des Segmentalstranges zurückbilden: über die Art und Weise, den Betrag usw. macht er leider keine näheren Angaben.

Ob eine Auflösung von interrenalem Gewebe auch bei anderen Reptilien vorkommt, möge dahingestellt bleiben; jedenfalls aber kann von ihnen im allgemeinen gesagt werden, dass die *Zwischennierenanlage* sich über eine grössere Anzahl von Körperabschnitten erstreckt, als *das fertige Organ*: und als springender Punkt muss die Feststellung wenigstens für *Emys* angesehen werden, dass diese Verkürzung nicht nur auf Umlagerungen, sondern *auf direkt zu beobachtende teilweise Auflösungsvorgänge zurückgeht*.

Im Kreise der *Anamnier* kennen wir für die Haie eine genaue im gleichen Sinne erfolgende Reduktion: auch hier geht in einem bestimmten Abschnitte der Zwischennierenzone und zwar auch in dem rostralen ein grosser Teil des interrenal Gewebes zu Grunde. Auf der Textfigur 15 stellt in derselben Weise, wie es oben für *Emys* an-

gegeben wurde, die Strichpunktkurve die Längen der Zwischenniere bei einigen Scylliumembryonen dar<sup>1)</sup>, und wiederum verdeutlicht der starke Abschnitt der Senkrechten (*c d*), die im Scheitel der Kurve errichtet ist, den Längenwert bei dem ältesten Embryo; er beträgt rund 50 % des grössten Wertes (*b d*). *Es verkleinert sich also das Interrenalorgan beim Hai etwa um die Hälfte seiner ursprünglichen Länge.* In dieser Tierklasse sind Verschmelzung und Verkürzung zwei voneinander zeitlich unabhängige Vorgänge: jene ist schon vollendet, wenn diese eben erst beginnt. Das hängt mit der sonderbaren zeitlichen Verschiebung jenes Vorganges zusammen, der, bei den Squaliden wenigstens, typisch in die erste Phase der Organogenesis, in die Zeit fällt, da die Interrenalknospen noch mit dem Coelomepithel fest zusammenhängen. Ferner verschmelzen in dieser Ordnung die gewucherten Epithelien nicht nur der Länge nach, sondern auch die Paarlinge vereinigen sich zu *einem* unpaaren Gebilde: und die Reduktion greift erst an diesem einheitlichen unpaaren Längsstabe an.

Dass es auch hier zu unregelmässigem Erhaltenbleiben von Epithelhaufen kommt, lehrt schon ein Blick auf das wechselvolle Bild, das der Interrenalkörper des erwachsenen Haifisches bietet, wie es in seinen mannigfachen individuellen Variationen besonders Diamare [20], Vincent [89] und in jüngster Zeit Grynfeldt [32] entworfen haben. Dem schmalen Längsbande vorgelagert finden sich in wechselnder Zahl und Grösse gesonderte Epithelhaufen, die zuweilen einen recht ansehnlichen Teil der Zone der Nebenkörperchen einnehmen können.

Beim Amphibium büst die Zwischenniere relativ am wenigsten an Länge ein. Zwar lehrte Brauer [12] für Hypogeophis eine sehr beträchtliche Verkürzung der Zwischenniere; nach seinen Angaben ausgerechnet reduziert sich die Zahl der Zwischennierensegmente von etwa achtzig auf etwa fünfzig bis sechzig. Aber hierbei geht kein interrenales Gewebe verloren, sondern im Zusammenhange mit der Verschiebung sämtlicher Organe im vordern Rumpfabschnitte werden auch die proximalen Zwischennierenmetameren caudalwärts verlagert

<sup>1)</sup> Die Kurve ist eine entsprechend vergrösserte Kopie aus der Arbeit über die Anlage der Zwischenniere bei den Haifischen [61, S. 154]. Dort ist die Literatur über die Reduktion bei den Squaliden besprochen.

und ballen sich an ihrem neuen Platze zu kompakten Massen, teils paarigen, teils unpaarigen Aufbaues, zusammen. Die distalen Knospen werden in ihrer Lage und Ordnung dadurch gar nicht berührt. Brauer fasst wohl die Möglichkeit ins Auge, dass einzelne Inseln auf diesem Wege liegen bleiben und vielleicht zu Grunde gehen können, möglicherweise sich aber auch dem Hauptkörper nachträglich noch angliedern.

Hier ist also von einer Reduktion im morphologischen Sinne nicht die Rede. Bei *Amblystoma* dagegen ist es Albrand gelungen, einen Verlust an Zwischennierensubstanz nachzuweisen, aber nicht am rostralen Ende, sondern in der Zone zwischen der Urnieren und Vornieren. Am rostralen Ende findet man nur eine minimale Verschiebung nach caudalwärts hin, wie ein Blick auf die nach den gleichen Grundsätzen wie für *Emys* und *Scyllium* konstruierte punktierte Axolotl-kurve der Textfigur 15 zeigt ( $b' d'$  gegen  $c' d'$ ). Verschmelzung und Verlust der Paarigkeit machen sich auch hier bemerkbar, wesentlich in den distalen Abschnitten, doch auch an anderen Körperstellen. Der Reduktion scheint stets ein ausgiebiges Verschmelzen der Paarlinge vorauszu gehen.

Wenn man aber nur die Längenausdehnung und die echte Reduktion in Betracht zieht, so kann für die Amphibien ausgesagt werden, dass nahezu in der gesamten Zwischennierenzone interrenales Gewebe erhalten bleibt. Die durch Verlagerung bedingte Verkürzung bei dem *Coeccili* berechnet sich auf 75 %.

Für die *höheren Amnioten* ist es nur eine einzige Literaturangabe von Valenti [83], die sich in dem Sinne deuten lässt, dass *mehrere Knospen* entstehen, und nur *ein Paar von ihnen* zum Hauptkörper wird: vermutungsweise werden die übrigen als Quelle accessorischer Körperchen gedeutet. Leider wissen wir auch hier nichts über Art und Weise des Entstehens und Vergehens, und es muss erwähnt werden, dass Valentis Angaben in der Literatur nicht unangezweifelt geblieben sind. Somit ist für die *höheren Amnioten* im allgemeinen die ganze Frage noch nicht spruchreif, zumal da dem so gewissenhaften Untersucher Soulié [79], der so viele verschiedene Spezies beider Klassen mustergültig untersucht hat und dem die Reduktion bei *Scyllium* nicht unbekannt sein konnte, ein so wichtiges Ereignis



sicher nicht entgangen wäre. Aus C. K. Hoffmanns [37] Angaben für die Sumpfvögel lässt sich, da er auch nach den Spinalganglien zählt, eine Verkürzung der fertigen „Nebenniere“ gegenüber seinen „cordons rénaux“ um 33% berechnen; doch stellt diese Zahl keinen mit den übrigen vergleichbaren Verkürzungsbetrag dar, denn sie geht erstens von einem Stadium aus, dass als ein altes, sekundär entstandenes Bild gedeutet werden muss. Folgert er doch aus ihm die Abstammung der Knospen von dem Mesonephros, d. h. nach der durchgehend vertretenen Anschauung: sie haben sich bereits aus dem Coelomepithel gelöst und den Malpighischen Körperchen angelagert. Ihnen findet er auch später Bruchstücke der Stränge noch anhaften und schliesst daraus, dass eine Anzahl zu Grunde gegangen sei. Leider lassen diese Bruchstücke keinen Zweifel daran, dass eben tatsächlich hier noch abgelöste Knospen der Glomeruli dicht anlagn und die Zwischennierenzone *nicht* in dem gegebenen Umfange reduziert ist, sondern nur in dem Raume der drei Ganglien, in dem er von ihrer Existenz berichtet, stark angewachsen und vielleicht im grossen Massstabe schon zu einem Körper verschmolzen ist und in dem Rest der Zone als unscheinbare Zellhaufenreihe fortbesteht. Es ist sehr zu bedauern, dass eine gewissenhafte Würdigung diesem einzigen, scheinbar dem Falle von Emys genau an die Seite zu stellenden Befund nicht für die Annahme einer *echten Reduktion* zu verwenden gestattet, die somit für die höheren Amnioten zwar als nicht unwahrscheinlich, aber in keiner Weise gesichert zu betrachten ist.

Lückenhaft sind des weiteren auch die Kenntnisse über die Einzelheiten der Conereszenz bei den Vögeln und Säugern, über die *Art und Weise, in der aus den vielen kleinen Inseln der Hauptkörper hervorgeht*, über die Bildung der Nebenkörperchen, kurz über Lage und Schicksal der Zone der vergänglichen und der Daueranlagen im allgemeinen. Andeutungen bei Soulié — leider übergeht der französische Autor diesen Punkt meist mit Stillschweigen —, so z. B. der Ausdruck „conglobé“, den er einmal verwendet, lassen vermuten, dass auch er ein Zusammenballen, ein Verschmelzen der Einzelknospen annimmt, nicht aber die Ausbildung eines Knospenpaares zum Hauptkörper, während alle anderen Anlagen der Regel nach zu Grunde gehen. Aichel [1]

nimmt für die Säuger eine Concrezenz der primär getrennten Sprossen an.

Sicherlich gehen nicht *alle* accessorischen Zwischennieren aus der Erhaltung isolierter Knospen hervor; ihre Lage ist, ganz abgesehen von nachträglichen Verschiebungen, nicht ohne weiteres als Marke für die ursprüngliche Ausdehnung der Zwischennierenzone zu gebrauchen. Es können auch später, wahrscheinlich zu allen Zeiten der Entwicklung, Abspaltungen noch von dem bereits verschmolzenen Hauptkörper eintreten. Die genauere Entscheidung kann für die typisch gelegenen accessorischen Zwischennieren nur die Einzeluntersuchung beibringen, die noch nicht abgeschlossen ist. Aichels [1] Versuch einer mesonephrischen Ableitung dieser Gebilde ist nicht als gelungen zu betrachten.

Verschmelzung der beiderseitigen Anlagen kommen auch bei der Organogenese der höchsten Wirbeltiere zur Beobachtung: beim Schaf (Soulié [79]) und beim Schwein (Janosik [43, 45]); bei der Maus und bei der Katze nähern sich nach Fusari [22] die Schwanzenden bis zur Berührung.

Drei von den vergleichend-embryologischen Erscheinungen aus der Organogenese der Zwischenniere lassen einen bestimmten inneren Zusammenhang untereinander erkennen:

1. Mit dem Aufsteigen in der Reihe der Wirbeltiere *verzögert* sich das Erscheinen der ersten Zwischennierenknospe in steigendem Masse (S. 239).

2. Mit dem Aufsteigen in der Reihe der Wirbeltiere wird die *Zahl der Zwischennierensegmente eine immer geringere* (S. 246).

3. In der Ontogenese der einzelnen Wirbeltiere *reduziert* sich das angelegte Zwischennierensystem, indem sich bei den Haien ein grosser, bei den Amphibien ein kleinerer, bei den Schildkröten wieder ein grösserer Teil der Knospen auflöst (S. 270ff.).

*Die bei dem niederen Wirbeltier angelegten, aber stets zu Grunde gehenden Knospen werden zum Teil auf die höheren gar nicht mehr vererbt, kommen bei ihnen überhaupt nicht mehr zur Anlage; das Zwischennierensystem ist schon bei seinem verspäteten ersten Auftreten in einem gewissen Grade reduziert. Zum anderen Teile werden*

die Knospen zwar noch angelegt, geraten dann aber im Verlaufe der Ontogenese zu Verlust.

So führt, wenn diese Idee richtig ist, die Ontogenese handgreiflich die Vorgänge vor Augen, die vordem aus der grob anatomischen Vergleichung erschlossen werden mussten: Giacomini [27] ist es, der den geistvollen Versuch in seinem Amphibienwerke auf vergleichend-anatomischer Grundlage durchzuführen begonnen hat.

C. K. Hoffmanns grosses Verdienst aber bleibt es, in den oben (S. 219) angeführten Worten die embryologische Tatsache und den phyletischen Gedanken zuerst verknüpft und damit ein morphologisches Verständnis der Erscheinungen angebahnt zu haben: leider aber reichten weder die tatsächlichen Grundlagen aus, um ihr Geltung zu verschaffen, noch ist er jemals wieder auf diesen Gedanken zurückgekommen, trotzdem er im Laufe der Zeit eigene Erfahrungen über fast alle Wirbeltierklassen sammeln konnte. Im Gegenteil sprach er sich in einer seiner letzten Arbeiten [38] gegen die Homologie der Zwischenniere des Haifisches mit der Nebennierenrinde der Amnioten aus — eine Homologie, die durch die Erkenntnis der Reduktion auf die Höhe der naturwissenschaftlich überhaupt erreichbaren Wahrscheinlichkeit gehoben wird.

In der Tat: nur die Lagebeziehungen der Unterzone der vergänglichen zu der der Dauerknospen und die Lage der Strecke, auf die die Verschmelzungs- und Reduktionsprozesse in vereintem Wirken der Zwischenniere einengen, variiert im gesamten Gnathostomenreiche. Bald ist es, wie beim Hai, nur der am meisten schwanzwärts gelegene Körperabschnitt, bald, wie beim Amnioten, mehr ein der Leibesmitte entsprechender Bezirk des ursprünglichen Bereiches, den die Zwischenniere in ihrer sekundär modifizierten Gestalt einnimmt.

Wählt man statt der Form des ausgebildeten Organes die *Zwischennierenzone des Embryo* auf dem Höhestadium ihrer Ausbildung als Ausgangspunkt der Vergleichung, so schwinden alle Hindernisse für die Homologie — die verschiedene Ausdehnung, die wechselnde Lage, die Diskontinuität und Kontinuität, die Paarigkeit und Unpaarigkeit, die Metamerie und die Dysmetamerie — in nichts dahin, und es bleibt nur eine allmähliche Stufenfolge der Formen bestehen,

in der zwangslos und ohne alle Mithilfe der Phantasie sich ein Glied an das andere schliesst.

Zwischen den beiden Erscheinungsreihen aber, der Verkürzung der Entstehungszone und der Ausbildung eines Hauptkörpers, besteht sicherlich ein innerer Zusammenhang. Man kann sich des Eindrucks nicht erwehren, als solle die verlorene Extensität der Wucherungsprozesse durch Intensität ersetzt werden, als bedürfe der Organismus eines jeden Wirbeltieres einer bestimmten, im allgemeinen relativ gleichen Masse an Interrenalgewebe und das an der einen Stelle in Verlust geratene Quantum werde durch gesteigerte Proliferations-tätigkeit an der andern vikariierend ersetzt. Dieser Gedanke ist keine rein theoretische Spekulation, sondern stützt sich auf greifbare physiologische Beobachtungen: beraubt man den ausgebildeten Organismus selbst eines Säugetieres eines Teiles des interrenalen Gewebes, z. B. der Rindensubstanz einer Nebenniere, so treten ausgiebige Ersatzprozesse auf. Alles an andern Stellen vorhandene Zwischennierengewebe zeigt ausgeprägte kompensatorische Hypertrophie z. B. die Rinde der anderseitigen Nebenniere, die Nebenkörperchen, zufällig erhaltene Reste der exstirpierten Rinde. Selbst wenn man die Nebenniere aus allen ihren Verbindungen löst und an irgend einer anderen Stelle einpflanzt, regeneriert das interrenale Gewebe an diesem neuen Orte in einer grossen Anzahl der Fälle [60].

So verschiedenartig nach beendeter Organogenie Grösse, Lage und Bau der Zwischenniere sich bei den verschiedenen Wirbeltieren darstellen, so abweichend die organogenetischen Prozesse selbst im einzelnen verlaufen, so wechselvoll die Bilder entsprechender Entwicklungsabschnitte sich gestalten: die vergleichende Methode der Betrachtung gibt ein klares und eindeutiges Bild des inneren Zusammenhanges in der Entwicklungsgeschichte, lehrt die ganz einfachen und überall gleichen Mittel und Wege kennen, die der Umprägung in die endgültige Gestalt dienen. Kein anderes Organ des Wirbeltierkörpers hüllt in seiner ausgebildeten Form seine Vergangenheit in so undurchdringliches Dunkel, kein anderes eröffnet dabei in seinem ontogenetischen Werdegange so überraschende Einblicke in seine lange und schicksalsreiche Stammesgeschichte, kein anderes ist in so wenig abgeänderter



oder verfälschter Urform selbst auf die höheren und höchsten Wirbeltiere vererbt worden, als das System der Zwischenniere.

Die Schildkröte aber kann vermöge ihrer centralen Stellung im Gnathostomenreiche als mustergültiges Objekt für diese Untersuchung betrachtet werden und teilt diese Eigenschaft höchstens mit den noch nicht hinreichend genau untersuchten Anuren. Sie steht einerseits den primitiven Formen noch nahe genug, um einigermaßen die Urzustände unentstellt erkennen zu lassen, andererseits ist sie den am meisten in der Form des Interrenalsystems abgeänderten höchsten Wirbeltieren hinreichend eng verwandt, um den Werdegang der Umgestaltung in den bereits eingetretenen Abänderungen deutlich vorgezeichnet aufzuzeigen.

## VII. Zusammenfassung.

### 1. Befunde an *Emys europaea*.

#### a) Erste Phase der Organogenese.

1. Die erste Anlage der Zwischenniere entsteht bei Embryonen von etwa 9 mm Länge zu einer *Zeit*, da die Vorniere eben den Höhepunkt ihrer Entwicklung überschritten hat, die Urnieren bereits stark entwickelt ist und die Keimdrüsenanlagen eben ganz flache Erhebungen darstellen. Im Sehorgan hat die Linse ihren Hohlraum zum grössten Teil verloren, der Augenstiel ist noch hohl, die Retina ist schon pigmentiert, eine Schichtung noch nicht sichtbar; im Ohrbläschen beginnen die ersten Differenzierungsvorgänge, im Kiemenapparat sind die erste bis vierte Visceraltasche durchgängig.

2. Der *Ort* der Entstehung ist eine Zone des Coelomepithels, die sich lateralwärts von der Gekrösewurzel, zwischen dieser und dem medialen Umfange der Urnieren von der Höhe des sechsten bis zu der des vierzehnten Spinalknotens erstreckt, von der Gegend caudalwärts vom distalen Ende des Pronephros bis zu der kurz vor dem Schwanzende der Keimfalte (*Zwischennierenzone*).

3. Die *Form* der ersten Anlage ist die einer Reihe oder eines Systems zahlreicher, gesonderter Epithelknospen, die dorsalwärts in das Stützgewebe, ventralwärts in die Lichtung des Coeloms hineinragen.

b) Zweite Phase der Organogenese.

4. Durch die *Ablösung der Knospen* aus dem Verbande des Coelomepithels geraten sie in Form rundlicher Epithelhaufen — *Zwischenniereninseln* — in das Stützgewebe zwischen Aorta, Gekrösewurzel und Urnieren. Im allgemeinen liegen sie rostralwärts noch in oder nahe dem Ursprungsboden, distalwärts erscheinen sehr bald nur noch abgelöste, weit in das Gewebe hineingewanderte Inseln.

5. Infolge der Ablösungserscheinungen erwerben die Zwischen-nierenanlagen *neue, sehr innige syntopische Beziehungen*

a) zu den Venen,

b) zur Urniere, insbesondere zur Kapsel der Malpighischen Körperchen.

6. Im Bereiche des sechsten bis neunten Spinalknotens gehen die abgelösten Knospen durch Auflösung zu Grunde: *Reduktion des Zwischen-nierensystems*. Einige können sich eine Zeitlang erhalten und bilden dann von den übrigen oft eine beträchtliche Strecke entfernt Nebenkörperchen im System.

7. Die übrigen Haufen *wachsen* heran, *verschmelzen* miteinander zu umfangreichen, vielbuchtigen Inseln, schliesslich zu einem grossen Hauptkörper, der Zwischenniere; ihre Länge verkürzt sich dabei bis auf den Bereich nur eines oder eines halben Spinalknotenpaares.

II. Schlüsse über die allgemeine Organogenese der Zwischenniere.

a) Erste Phase der Organogenese.

1. Der *Zeitpunkt des ersten Auftretens* von Zwischen-nierenanlagen verschiebt sich mit dem Aufsteigen in der Wirbeltierreihe in eine immer spätere Periode der Entwicklung. Die erste Phase ist von beträchtlich langer Dauer: die Anlagen können als *initiale* oder Frühknospen und als *tardive* oder Spätknospen unterschieden werden, je nachdem sie in ihren ursprünglichen Beziehungen zum Ursprungsboden getroffen werden, bevor oder nachdem bereits andere in die zweite Phase eingetreten sind.

2. Der *Ort der Anlage, die Zwischen-nierenzone* des Coelomepithels, erstreckt sich mit dem Aufsteigen in der Wirbeltierreihe über eine immer geringere Anzahl von Körperabschnitten.

3. Die *Form der ersten Anlage* ist in der gesamten Wirbeltierreihe die einer vielgliedrigen Kette von gesonderten Epithelknospen, die eines *Zwischennierensystems*.

#### b) Zweite Phase der Organogenese.

4. Die *Ablösung der Anlagen* aus dem Coelomepithel bedingt überall einen Verlust der alten, einen Erwerb neuer topographischer Verhältnisse

- a) zu den Venen,
- b) zur Urniere,
- c) zur Keimleiste.

Diese sind teils vorgebildet und werden dann in der zweiten Phase besonders innig und auffallend, teils stellen sie neue, primär nicht vorhandene Verhältnisse her. *Aus der Missdeutung dieser sekundären Beziehungen als primäre genetische* sind die mannigfachen Widersprüche und Irrtümer in der Literatur zu erklären (Theorie des „mesenchymalen“ und des mesonephrischen Ursprungs, Deutung der Zwischenniere als Bestandteil der Keimzone).

5. Bei allen Gnathostomen verkürzt sich das werdende Zwischen-nierensystem mit dem Heranwachsen des Embryo dadurch, dass

- a) entweder die gesamten Inseln des Systems oder einzelne bestimmte Abschnitte zu einem oder mehreren *Hauptkörpern* — unter Verschmelzungserscheinungen — *concentriert* werden,
- b) ausser dieser Concentration eine *Reduktion des Systems* eintritt, indem einzelne Abschnitte der Auflösung verfallen. Dadurch zerfällt die Zwischennierenzone in *Unterabschnitte der vergänglichen Anlagen* und *Unterabschnitte der Daueranlagen*.

6. In der Zone der vergänglichen Anlagen müssen nicht unbedingt alle Knospen zu Grunde gehen, sondern können sich eine Zeitlang erhalten und bilden dann *Nebenkörperchen* im Zwischen-nierensystem, im Gegensatz zu dem *Hauptkörper*, der im allgemeinen der Zone der Daueranlagen entspricht. Nebenkörperchen können aber auch an beliebigen Stellen der Zwischennierenzone durch Liegenbleiben bei der Concentration, durch Abspaltung nach erfolgter Verschmelzung ent-

stehen, Hauptkörper ebenfalls allein durch Concentration unter Verschmelzung.

7. Bei allen Gnathostomen lassen sich *Verschmelzungsprozesse* nachweisen, die die Diskontinuität vernichten, wenn sie in *cranio-caudaler*, die Paarigkeit, wenn sie in *transversaler Richtung* ablaufen. Diese können auch fehlen (Emys) oder nur vorübergehend auftreten (höhere Amnioten).

8. Durch die verschiedene Lage der beiden Unterabschnitte der Zwischennierenzone, das verschiedene Eingreifen der Verschmelzung erklären sich alle Formeigenheiten der Zwischenniere des ausgebildeten Organismus: *diese bilden kein Hindernis für die Homologie der Zwischenniere im gesamten Wirbeltierreich, sofern dem Vergleich nicht das Bild des fertigen Organes, sondern das der Zwischennierenzone zu Grunde gelegt wird.*

9. Auf Grund der vergleichenden Embryologie kann demnach das Interrenalorgan der niederen Wirbeltiere und die „Rinde“ oder das fettartige (lipoide) Gewebe der Nebenniere mitsamt den sogenannten accessorischen, aus „Rindensubstanz“ aufgebauten Körperchen der höheren Vertebraten als *Zwischennierensystem der Wirbeltiere* zusammengefasst werden.

10. Das Zwischennierensystem ist ein Organ sui generis und entsteht unabhängig von anderen, insbesondere von allen Teilen des Harngeschlechtsapparates.

---



## Erklärung der Abbildungen auf Tafel V.

---

- Abb. 1. Querschnitt durch die Nebenniere einer erwachsenen *Emys europaea* (Carapaxlänge 15 cm). Sublimat-Eisessig; Färbung nach van Gieson. Leitz, Obj. 2, Oc. II. Vergr. 32 : 1.
- Abb. 2. Querschnitt durch die Nebenniere von *Boa constrictor*. Müllersche Lösung—Formol; Alaunkarmin. Leitz, Obj. 3, Oc. II. Vergr. 60 : 1.
- Abb. 3. Querschnitt durch die Nebenniere eines einjährigen *Gallus domesticus*. Zenkersche Lösung, Färbung nach van Gieson. Leitz, Obj. 2, Oc. II. Vergr. 27 : 1.
- Abb. 4. Schnitt durch die Gegend des sechsten Spinalknotens von *Emys europaea* IV. Dritte Zwischennierenknospe der linken Körperseite im Coelomepithel. Pikrinessigsublimat; Boraxkarmin—Orange. Leitz, Obj. 6, Oc. II. Vergr. 250 : 1.
- Abb. 5. Schnitt durch die Gegend des sechsten Spinalknotens von *Emys europaea* V. Rostrale Zwischennierenknospe der linken Körperseite im Coelomepithel. Pikrinessigsublimat; Boraxkarmin—Orange. Leitz, Obj. 6, Oc. II. Vergr. 210 : 1.
- Abb. 6. Schnitt durch die Gegend des achten Spinalknotens von *Emys europaea* IV. kurz vor der Wurzel der Arteria omphalo-mesenterica. Zwischennierenknospen aus dem Verbande des Coelomepithels gelöst; die rechtsseitige dicht der Kapsel des Malpighischen Körperchens der Urniere angelagert. Pikrinessigsublimat; Boraxkarmin—Orange. Leitz, Obj. 6, Oc. II. Vergr. 250 : 1.
- Abb. 7. Schnitt durch die Gegend des siebenten Spinalknotens von *Emys europaea* V. Zwischennierenknospe auf der rechten Körperseite von Coelomepithel abgelöst, doch ihm noch dicht anliegend, in nächster Nachbarschaft zweier Blutgefäße. Behandlung s. Abb. 5. Vergr. 200 : 1.
- Abb. 8. Schnitt durch die Gegend des achten Spinalknotens von demselben Embryo. Eine Zwischennierenknospe von gelockertem Aufbau, mit unregelmässig gestalteten Kernen ohne scharfe Grenze gegen das Gallertgewebe der Umgebung. Behandlung s. Abb. 5. Vergr. 200 : 1.
- Abb. 9. Schnitt durch die Gegend des elften Spinalknotens von *Emys europaea* i. Zwischennierenknospen auf beiden Körperseiten in innigster Anlagerung rechts an die Kapsel eines Malpighischen Körperchens, links an die Wand eines Kanälchens der Urniere. Sublimat-Eisessig, Haematoxylin — Eosin. Leitz, Obj. 4, Oc. II. Vergr. 111 : 1.

- Abb. 10. Schnitt durch die Gegend des elften Spinalknotens von *Emys europaea* VII. Im Stützgewebe zwischen den Urnieren der Aorta und dem vielbuchtigen Venensinus eine Anzahl von Zwischenniereninseln und Sympathicuszellenhaufen. Pikrinsublimat-Eisessig, Hämatoxylin—Eosin. Leitz, Obj. 4, Oc. II. Vergr. 90 : 1.
- Abb. 11. Schnitt durch die Mitte der Zwischenniere eines 5 mm langen Embryo von *Cnemidophorus sexlineatus*. Die Insel liegt dicht dem Malpighischen Körperchen der Urniere an, dorsal- und etwas lateralwärts von der Anheftung der Keimfalte. Hämatoxylin—Eosin. Leitz, Obj. 6, Oc. II. Vergr. 250 : 1.

### Zeichenerklärung.

<i>a</i> = Aorta.	<i>p</i> = phaeochrome Zellen (= „Mark“ der Nebenniere).
<i>c</i> = Coelomepithel.	<i>rc</i> = Ramus communicans.
<i>ch</i> = Chorda.	<i>rm</i> = Gekrösewurzel.
<i>g</i> = Gefäß.	<i>sy</i> = Sympathicuszellenhaufen.
<i>k</i> = Bindegewebekapsel.	<i>zi</i> = Zwischenniereninsel.
<i>Kf</i> = Keimfalte.	<i>zk</i> = Zwischennierenknospe.
<i>Mal</i> = Malpighisches Körperchen der Urnieren.	<i>zw</i> = Zwischennierengewebe (= „Rinde“ der Nebenniere).
<i>mes</i> = Mesonephros.	
<i>n</i> = Nervenzellen.	

## Schriftenverzeichnis.<sup>1)</sup>

---

1. Aichel, O., Vergleichende Entwicklungsgeschichte und Stammesgeschichte der Nebennieren. Arch. mikr. Anat. Bd. 56. S. 1—80. 1900.
2. Arnold, Salzburger medizinisch-chirurgische Zeitung. S. 236—237. 1831 (cit. nach Bischoff 1842, S. 291).
3. Atkinson, R. T., The early development of the circulation in the suprarenal of the rabbit. Anat. Anz. Bd. 19. S. 610—612. 1901.
4. Balfour, F. M., A preliminary account of the development of elasmobranch fishes. Quat. Journ. micr. Sc. N. S. Vol. 14. S. 223—364. 1874.
5. — The development of elasmobranch fishes. Journ. Anat. and Phys. Lond. Vol. 11. S. 694—706. 1877.
6. — A monograph on the development of elasmobranch fishes. S. 237—247. London 1878.
7. Bischoff, W., Entwicklungsgeschichte der Säugetiere und des Menschen. S. 291—293; 527—529. Leipzig 1842.
8. Blumenbach, Handbuch der vergleichenden Anatomie. Göttingen 1805.
9. Brand\*, A., Anatomisches und Allgemeines über die sogenannte Hahnenfedrigkeit und über anderweitige Geschlechtsanomalien bei Vögeln. Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 48. S. 101—190. 1889.
10. — Über den Zusammenhang der Glandula suprarenalis mit dem Parovarium resp. der Epididymis bei Hühnern. Biol. Centralbl. Bd. 9. S. 522—526. 1890.
11. Brauer, A., Zur Kenntnis der Entwicklung der Exkretionsorgane der Gymnophionen. Zool. Anz. Bd. 23. S. 357—358. 1900.
12. — Beiträge zur Kenntnis der Entwicklung und Anatomie der Gymnophionen III. Die Entwicklung der Exkretionsorgane. Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. u. Ontog. d. Tiere. Bd. 16. S. 1—176. 1902.
13. Braun, M., Das Urogenitalsystem der einheimischen Reptilien, entwicklungsgeschichtlich und anatomisch bearbeitet. Arb. a. d. zool.-zoot. Inst. Würzburg. Bd. 4. S. 113—230. 1878.
14. — Über Bau und Entwicklung der Nebennieren bei Reptilien. Zool. Anz. Jahrg. 2. S. 238—239. 1879.

---

<sup>1)</sup> Das Verzeichnis enthält nur die in der vorliegenden Arbeit benutzten Schriften, ist mithin durchaus nicht vollständig.

15. Braun, M., Bau und Entwicklung der Nebennieren bei Reptilien. Arb. a. d. zool.-zoot. Inst. Würzburg. Bd. 5. S. 1—30. 1882.
16. von Brunn, A., Ein Beitrag zur Kenntnis des feineren Baues und der Entwicklungsgeschichte der Nebennieren. Arch. mikr. Anat. Bd. 8. S. 618—638. 1872.
17. Burdach, Die Physiologie als Erfahrungswissenschaft. Bd. 2. S. 600—661. 1828.
18. Creighton, C. A., Points of resemblance between the suprarenal bodies of the horse and dog and certain occasional structures in the ovary. Trans. of the Royal Soc. 1877.
19. — A theory of the homology of the suprarenals, based on observations. Journ. Anat. and Phys. Vol. 13. S. 50. London 1878.
20. Diamare, V., Ricerche intorno all'organo interrenale degli elasmobranchi ed ai corpuscoli di Stannius dei teleostei. Contributo alla morfologia delle capsule surrenali. Roma 1896. Mem. Soc. ital. sc. (detta dei XV) (3) Tomo X.
21. Fusari, R., Osservazioni sulle terminazioni nervose e sullo sviluppo delle capsule surrenali. Rendic. delle R. Accad. dei Lincei. Vol. 6. S. 250—256. 1890.
22. — Contribuzioni allo studio dello sviluppo delle capsule surrenali e del simpatico nelle pollo e dei mammiferi. Archivio per le scienze mediche. Vol. 16. 1892.
23. — Dasselbe, französisch. Archives ital. de Biologie. Bd. 18. S. 161—182. 1893.
24. — Sullo sviluppo delle capsule surrenali. Letta dell'Accad. di Sc. med. e nat. di Ferrara, nella sed. d. 25 giugno. 1893.
25. Giacomini, E., Sopra la fine struttura delle capsule surrenali degli Anfibi. Estr. dai Proc. verb. della R. Accad. dei Fisiocritici in Siena Adun. 30. giugno 1897; Monit. Zool. ital. IX anno. 1898.
26. — Brevi osservazioni intorno alla minuta struttura del corpo interrenale e dei corpi soprarenali dei selaci. Estr. degli Atti della R. Accad. dei Fisiocritici in Siena Ser. IV. Vol. X. 1898.
27. — Contributo alla conoscenza delle capsule surrenali nei Ciclostomi. Sulle capsule surrenali dei Petromizonti. Monit. Zool. ital. Anno XIII. S. 1—20. 1902.
28. — Sopra la fina struttura delle capsule surrenali degli anfibi e sopra i nidi cellulari del simpatico di questi vertebrati. Contributo alla morfologia del sistema delle capsule surrenali. Siena 1902. 4<sup>o</sup>.
29. Gottschau, M., Über die Nebennieren der Säugetiere, speziell über die des Menschen. Sitz.-Ber. d. Würzburger Phys.-med. Ges. S. 454—462. 1882.
30. — Über die Nebennieren der Säugetiere. Biol. Centralbl. Bd. III. S. 565—576. 1883.
31. — Struktur und embryonale Entwicklung der Nebennieren bei Säugetieren. Arch. Anat. u. Phys. Anat. Abt. S. 412—488. Jahrg. 1883.
32. Grynfeldt, Ed., Recherches anatomiques et histologiques sur les organes surrenaux des plagiostomes. Bulletin scientifique de la France et de la Belgique. Tome 38. S. 1—137. 1903.



33. Haller, *Elementa physiologiae*. Bd. VIII. S. 407. 1765.
34. His, W., Untersuchungen über die erste Anlage des Wirbeltierleibes. Die erste Entwicklung des Hühnchens im Ei. S. 15—16. Leipzig 1868.
35. Hoffmann, C. K., Zur Entwicklungsgeschichte der Urogenitalorgane bei den Anamnia. *Zeitschr. wiss. Zool.* Bd. XLIV. S. 570—643. 1886. (Amphibia.)
36. — Zur Entwicklungsgeschichte der Urogenitalorgane bei den Reptilien. *Zeitschr. wiss. Zool.* Bd. XLVIII. S. 261—300. 1889.
37. — Etude sur le développement de l'appareil uro-génital des oiseaux. *Verhandl. der Konink. Akad. van Wetenschappen te Amsterdam.* Deel I. Nr. 4. S. 1—54. 1892.
38. — Zur Entwicklungsgeschichte des Sympathicus I. Die Entwicklung des Sympathicus bei den Selachiern (*Acanthias vulgaris*). *Verhandl. der Konink. Akad. van Wetenschappen te Amsterdam.* Deel VII. Nr. 4. S. 1—80. 1900.
39. — Zur Entwicklungsgeschichte des Sympathicus II. Die Entwicklung des Sympathicus bei den Urodelen. *Verhandl. der Konink. Akad. van Wetenschappen te Amsterdam.* Deel VIII. S. 1—101. 1902.
40. Huot, M. E., Sur les capsules surrenales, les reins et le tissu lymphatique des poissons lophobranches. *C. R. Acad. sc. Paris.* T. CXXIV. S. 1462—1464. 1897.
41. — Préliminaire sur l'origine des capsules surrénales des poissons lophobranches. *C. R. Acad. sc. Paris.* T. CXXVI. S. 49—50. 1898.
42. — Recherches sur les poissons lophobranches. *Ann. des sc. nat.* T. XIV. S. 197—288. 1902.
43. Janosik, J., Bemerkungen über die Entwicklung der Nebenniere. *Arch. mikr. Anat.* Bd. XXII. S. 738—745. 1883. (Aves, Mammalia.)
44. — Histologisch-embryologische Untersuchungen über das Urogenitalsystem. *Sitz.-Ber. Akad. Wiss. Wien. Math.-nat. Kl.* Bd. XCI. Abt. III. S. 128. (Mammalia.) 1885.
45. — Bemerkungen über die Entwicklung des Genitalsystems. *Sitz.-Ber. Akad. Wiss. Wien. Math.-nat. Kl.* Bd. XCIX. Abt. III. S. 260—288. (Aves, Mammalia.) 1890.
46. Inaba, M., Notes on the development of the suprarenal bodies in the mouse. *Journ. of the college of Science. Imperial University Japon.* Vol. IV, part I. S. 215—235. 1891.
47. Keibel, F., Über die Entwicklung des Urogenitalapparates von Echidna. *Ergänzungsheft zum Anat. Anz.* Bd. XXII. S. 14—19. 1903.
48. v. Kölliker, A., Entwicklungsgeschichte des Menschen und der höheren Tiere. 2. Aufl. S. 617—618, 953—955. Leipzig 1879. (Mammalia.)
49. Leydig, F., Die in Deutschland lebenden Arten der Saurier. Tübingen 1872.
50. Marchand, F., Über accessorische Nebennieren im Ligamentum latum. *Arch. pathol. Anat.* Bd. XCII. S. 11—19. 1883.
51. — Beiträge zur Kenntnis der normalen und pathologischen Anatomie der Glandula carotica und der Nebennieren. *Festschrift f. R. Virchow.* Bd. I. S. 537—581. 1891.
52. Meckel, J. F., Abhandlungen aus der menschlichen und vergleichenden Anatomie und Physiologie. Halle 1806.

53. v. Mihalcovics, V., Untersuchungen über die Entwicklung des Harn- und Geschlechtsapparates der Amnioten. Intern. Monatsschrift Anat. Hist. Bd. II. S. 387—414. (Reptilia, Aves, Mammalia.) 1885.
54. Minot, Ch. S., Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen, übersetzt von Kaestner. S. 495—499. Leipzig 1894.
55. Mitsukuri, R. B., On the development of the suprarenal bodies in Mammalia. Quat. Journ. micr. sc. Vol. XXII. S. 17—29. 1882.
56. Müller, J., Bildungsgeschichte der Genitalien aus anatomischen Untersuchungen an Embryonen des Menschen und der Tiere nebst einem Anhang über die chirurgische Behandlung der Hypospadien. S. 25, 40—49, 53—59, 74—79. (Mammalia.) Düsseldorf 1830.
57. Perrault, Suite des mémoires pour servir à l'histoire des animaux. Paris 1776.
58. Pettit, A., Recherches sur les capsules surrénales. Thèse de Paris. 1896.
59. Pick, L., Die Marchandschen Nebennieren und ihre Neoplasmen nebst Untersuchungen über glycogenreiche Eierstocksgeschwülste. Archiv für Gynaekologie. Bd. LXIV. 1901.
60. Poll, H., Veränderungen der Nebennieren bei Transplantation. Arch. mikr. Anat. Bd. LIV. S. 440—481. 1899.
61. — Die Anlage der Zwischenniere bei den Haifischen. Arch. mikr. Anat. Bd. LXII. S. 138—174. 1903.
62. — Allgemeines zur Entwicklungsgeschichte der Zwischenniere. Anat. Anz. Bd. XXIV. S. 16—25. 1904.
63. Rabl, H., Die Entwicklung und Struktur der Nebennieren bei den Vögeln. Arch. mikr. Anat. Bd. XXXVIII. S. 492—523. 1891.
64. Rabl, C., Über die Entwicklung des Urogenitalsystems der Selachier. (Zweite Fortsetzung der Theorie des Mesoderms.) Morph. Jahrb. Bd. XXIV. S. 756—761. 1896.
65. Rathke, H., in Burdachs Physiologie als Erfahrungswissenschaft. Bd. II. S. 601. 1828.
66. — Bemerkungen über mehrere Körperteile der *Coecilia annulata*. Arch. f. Anat., Phys. u. wiss. Med. S. 334—360. Jahrg. 1852.
67. — Entwicklungsgeschichte der Natter (*Coluber natrix*). Königsberg 1839.
68. — Untersuchungen über die Entwicklung und den Körperbau der Crocodile. S. 184—185. Braunschweig 1866.
69. Roud, A., Contribution à l'étude du développement de la capsule surrénale de la souris. Bullet. de la soc. vaudoise des Sciences naturelles. Vol. XXXVIII. Nr. 145. S. 187—258. 1903.
70. Schultze, O., Grundriss der Entwicklungsgeschichte des Menschen und der Säugetiere. S. 276—277. 1897.
71. Semon, R., Die indifferente Anlage der Keimdrüsen beim Hühnchen und ihre Differenzierung zum Hoden. Habilitationsschrift. Jena 1887.
72. — Über die morphologische Bedeutung der Urniere in ihrem Verhältnis zur Vorniere und Nebenniere und über ihre Verbindung mit dem Genitalsystem. Anat. Anz. Bd. V. S. 455—482. (Amphibia.) 1890.

73. Semon, R., Studien über den Bauplan des Urogenitalsystems der Wirbeltiere, dargelegt an der Entwicklung dieses Organsystems bei *Ichthyophis glutinosus*. *Jenaische Zeitschr. Naturw.* Bd. XIX. S. 89—203. 1891.
74. — Das Exkretionssystem der Myxinoiden in seiner Bedeutung für die morphologische Auffassung des Urogenitalsystems der Wirbeltiere. *Festschrift für Carl Gegenbauer.* Bd. III. S. 169—192. 1896.
75. Soulié, A., Sur les premiers stades du développement de la capsule surrénale chez quelques mammifères. *C. R. de l'Assoc. des Anat.* IVième sess. Montpellier. S. 67. 1902.
76. — Sur les premiers stades du développement de la capsule surrénale chez la perruche ondulée. *C. R. Soc. biol. Par.* T. LIV. S. 959—960. 1902.
77. — Sur le développement de la capsule surrénale du 7ième au 15ième jour de l'incubation, chez la perruche ondulée. *C. R. Soc. biol. Paris.* T. LIV. S. 960—961. 1902.
78. — Sur le développement de la substance médullaire de la capsule surrénale chez quelques mammifères. *C. R. de l'Assoc. des Anat.* Vième sess. Liège 1903.
79. — Recherches sur le développement des capsules surrénales chez les vertébrés supérieurs. *Journ. de l'anat. et phys. Par. et Thèse de Paris.* (Amphibia, Reptilia, Aves, Mammalia.) 1903.
80. Srdinko, O., Bau und Entwicklung der Nebenniere bei Anuren. *Anat. Anz.* Bd. XVIII. S. 500—508. 1900.
81. — Beiträge zur Kenntnis der Nebenniere der Knochenfische: Über Bau und Entwicklung der Stannius'schen Körperchen der Lophobranchier. *Arch. mikr. Anat.* Bd. LXII. S. 773—802. 1903.
82. Valenti, G., Sullo sviluppo delle capsule surrenali nel pollo ed in alcuni Mammiferi. *Proc. verb. della Soc. Toscana di Sc. Nat. Adun. di* 13 gennaio 1889.
83. — Sullo sviluppo delle capsule surrenali nel pollo ed in alcuni Mammiferi. *Atti d. Soc. Toscana di Sc. Nat. Pisa.* Vol. X. 1889.
84. — Referat über Fusari 1892. *Monit. Zool. ital. Anno IV.* (Aves, Mammalia.) 1893.
85. Valentin, G., *Handbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen.* S. 415—416. (Mammalia.) Berlin 1835.
86. Vincent, Swale, The suprarenal gland. *Brit. med. Journ.* Nr. 1860. S. 470—471. 1896.
87. — The suprarenal capsules in the lower vertebrates. *Proc. of the Birmingham nat. hist. and phil. soc.* Vol. X. S. 1—26. 1896.
88. — On the suprarenal and the lymphatic tissue of teleostean fishes. *Anat. Anz.* Bd. XIV. 1897.
89. — Contributions to the comparative anatomy and histology of the suprarenal capsules. The suprarenal bodies in fishes and their relations to the so called head kidney. *Trans. Zool. Soc.* Vol. XIV, part. III. S. 41—84. 1897.
90. — On the morphology and physiology of the suprarenal capsules in fishes. *Anat. Anz.* Bd. XIII. S. 39—48. 1897.
91. — The comparative histology of the suprarenal gland. *Intern. Monatsschr. Anat. u. Phys.* Bd. XV. S. 305—326. 1898.

92. Vincent, Swale, The carotid gland of mammalia and its relation to the suprarenal capsule, with some remarks upon internal secretion, and the phylogeny of the latter organ. *Anat. Anz.* Bd. XVIII. S. 69—76. 1900.
93. Waldeyer, W., Eierstock und Ei. Leipzig 1870.
94. Weldon, W. F. R., On the suprarenal bodies of Vertebrates. *Quat. Journ. micr. Sc.* Vol. XXV. S. 137—150. (Selachii, Reptilia, Aves.) 1885.
95. Whitehead, R. H., The Histogenesis of the adrenal in the pig. *Americ. Jour. of Anat.* Vol II. S. 349—360. 1903.
96. Wiedersheim, R., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Urogenitalapparates der Crocodile und Schildkröten. *Verhandl. des X. internat. med. Kongresses.* Berlin 1890.
97. — Über die Entwicklung des Urogenitalapparates bei Crocodilen und Schildkröten. *Arch. mikr. Anat.* Bd. XXXVI. S. 410—468. 1890.
98. Wiesel, J., Über die Entwicklung der Nebenniere des Schweines, insbesondere der Marksubstanz. *Anat. Hefte.* H. 50. S. 117—150. 1900.
99. — Beiträge zur Anatomie und Entwicklung der menschlichen Nebenniere. *Anat. Hefte.* H. 63 (Bd. XIX, H. 3). S. 483—522. 1902.
100. van Wyhe, Über die Mesodermsegmente des Rumpfes und die Entwicklung des Exkretionssystems bei den Selachiern. *Arch. mikr. Anat.* Bd. XXXIII. S. 461—516. 1889.





## Ueber die Krümmung des Oberschenkels. (*Curvatura diaphysis femoris.*)

Von

G. A. Guldberg,  
Christiania.

Gewöhnlich wird das Körper- oder Mittelstück des Oberschenkelknochens der Länge nach mit einer nach vorn gebogenen Krümmung beschrieben, indem man auch oft hinzufügt, dass der scharfe hintere Rand, *crista femoris* oder *linea aspera*, eine nach hinten offene Konkavität (in der Richtung von oben nach unten) bildet. Diese nach vorn gebogene Krümmung, welche weiter unten der Kürze willen nur „Oberschenkelkrümmung“ genannt wird, hat man von anthropologischer Seite eine gewisse Aufmerksamkeit gewidmet, indem man sie zugleich als einen Ausdruck der Kurvatur der ganzen Diaphyse angesehen hat, und Dr. Kuhff<sup>1)</sup> hat den Grad dieser Schenkelbeinkrümmung zu bestimmen versucht. Er bestimmt den Krümmungsgrad, indem er die Entfernung der Vorderfläche des Körpers von dem Horizontalplan, auf welchem der Knochen liegt, in Millimetern misst; der Mittelwert beträgt nach seinen Messungen 52 mm, das Maximum 58 mm und das Minimum 42 mm. Dr. Kuhff sagt indessen, dass es schwierig ist, den Wert dieser Zahlangaben zu deuten, indem die hervorspringenden Kondylen und andere Ursachen bewirken, dass die Beurteilung des Grades der Krümmung sich nicht leicht mit den auf diese Weise erhaltenen Zahlangaben vereinigen lässt.

Dr. Lehmann-Nitsche gibt dieselbe Methode an, indem er sagt: „Der Knochen wird auf die Messplatte gelegt und mit dem Schiebe-

---

<sup>1)</sup> Dr. Kuhff, Note sur quelques fémurs préhistoriques. Revue d'Anthropologie, T. IV. 1876. p. 437.

zirkel, dessen einer Schenkel der Platte fest aufliegt, der höchste Punkt der Diaphyse abgetastet und die Dicke des unteren Schenkels des Zirkels zugezählt.“ Er stellt auch einen Krümmungsindex auf =  $\frac{\text{Krümmung der Diaphyse}}{100}$

#### Grösste Trochanterlänge.

Indessen empfiehlt Dr. Lehmann-Nitsche diese Methode nicht, sondern zieht eine Projektionszeichnung vor.<sup>1)</sup>

Während ich mich mit einigen osteometrischen Untersuchungen verschiedener Extremitätenknochen von älteren norwegischen Gräbern (besonders aus dem Mittelalter) beschäftigte, versuchte ich beide Methoden und fand dann die Projektionszeichnung als die bessere und richtigere. Während dieser Untersuchung bemerkte ich aber verschiedene Verhältnisse, die, soweit mir bekannt, nicht früher auseinandergesetzt worden sind und mir von allgemeinerem Interesse schienen, weshalb ich sie hier veröffentliche.

Zunächst einige Bemerkungen über die erst angegebene Messmethode.

Wenn man den Knochen auf einen Horizontalplan legt, um die „Krümmung“ zu messen, erhält bekanntlich die Längsachse des Oberschenkelbeines keine horizontale Lage, sondern eine schräge, indem der proximale Teil eine niedrigere, der distale Teil wegen der mehr oder weniger nach hinten vorspringenden Kniekondylen eine höhere Lage einnimmt. Durch diese schräge Lage wird der höchste Punkt der Vorderfläche nicht dem am meisten konvexen Teil der Krümmung entsprechen. Ferner wird man oft bemerken, dass nicht immer der am meisten nach vorn gekrümmte Teil der Vorderfläche in der Diaphysenmitte liegt. Schliesslich ist nicht immer die wirkliche oder wahre Krümmung so gross, wie sie bei Seitenansicht, besonders von der lateralen Seite betrachtet, zu sein scheint. Denn es kommt nämlich nicht selten vor, dass die laterale (nach aussen und hinten gewandte) Seitenfläche etwas exkaviert ist, wodurch der laterale Rand, der oft gegen den Trochanter major den Charakter einer konvexen Fläche annimmt, eine viel grössere Konvexität nach vorn zu bilden scheint, als die eigentliche vordere, konvexe Femurfläche wirklich

<sup>1)</sup> R. Lehmann-Nitsche, Untersuchungen über die langen Knochen der südbayrischen Reihengräberbevölkerung. Beiträge zur Anthrop. u. Urgesch. Bayerns. Bd. II.

besitzt oder zeigt. Von der medialen Seite her bekommt man einen richtigeren Eindruck. Nun findet man sehr oft, ja vielleicht als Regel, dass der nach vorn konvexe, laterale Rand eben in der Mitte des Knochens die grösste Krümmung zeigt, und besonders ist ein solches Verhältnis deutlich bei Oberschenkelbeinen mit pilasterförmiger Crista femoris (Linea aspera).

Um nun die Oberschenkelkrümmung mit einer *Projektionsmethode* zu prüfen, habe ich die Oberschenkelknochen zwar auf einen horizontalen Plan in der Weise gelegt, dass der laterale Rand nach unten, die Vorderfläche nach vorn, die Linea aspera nach hinten plaziert ist, indem der Knochen mit dem Condylus lateralis und mit der Aussenfläche des Trochanter major auf dem Horizontalplan ruht; die Vorderfläche des aufwärts gerichteten Collum femoris steht vertikal und kann durch einen rechteckigen Triangel korrigiert werden. Wenn der Knochen in diese Lage gebracht ist, zeichnet man mit einer flachen Bleifeder — oder Tuschfeder — auf dem unterliegenden Papierblatte die Konturlinien der Vorderfläche und die der Crista femoris (Linea aspera). Auch die Mitte der Diaphyse mag auf das Papier angegeben werden. Es dauert nicht lange, bis man so geübt wird, dass eine ganz schöne Egalität in den Projektionszeichnungen erreicht ist.

Wenn man nun einen Vergleich unter den auf diese Weise erhaltenen Projektionszeichnungen der Oberschenkeldiaphyse anstellt, wird man bald finden, dass *die Krümmung des Oberschenkelbeines eigentlich nicht gross ist* und dass die Variationsbreite derselben unter gewöhnlichen Verhältnissen sich als eine ziemlich enge zeigt. Der Grad der Krümmung lässt sich zwar messen, indem man die Höhe der Konvexität über eine durch beide Enden gezogene Horizontallinie in Millimetern misst. Diese Höhe kann von 0 bis 15 mm oder mehr variieren. Als generelle Regel kann indessen aufgestellt werden, dass der überaus *grösste Teil der Oberschenkelknochen eine mehr oder weniger nach vorn gebogene Krümmung besitzt*, welche wir als eine *physiologische* ansehen dürfen, und diese Krümmung hat gewöhnlich ihre grösste Höhe ungefähr in der Mitte oder etwas näher dem proximalen Ende, dagegen viel seltener näher dem distalen Ende. Ferner ist zu bemerken, dass die Krümmung der Vorderfläche sehr oft grösser

als die der hinteren Crista ist, die nicht selten ziemlich geradlinig sein kann. Doch muss die Krümmung der Vorderfläche als ein Ausdruck der Krümmung des ganzen Mittelstücks im allgemeinen angesehen werden. Ein kleines Prozent der Oberschenkelknochen zeigt aber fast keine Krümmung; die Vorderfläche dieser Knochendiaphysen ist daher verhältnismässig *geradlinig* (von oben nach unten), und solche geradlinigen Femora, die der physiologischen Krümmung entbehren, rechne ich dem *infantilen Typus* an; schon mit blossem Auge kann man die geradlinigen Femora unter einem Haufen gewöhnlich geformter, mit physiologischer „Krümmung“ versehener Oberschenkelknochen leicht ausscheiden.

In Bezug auf die Häufigkeit der geradlinigen Oberschenkelknochen Erwachsener habe ich unter 90 Femora beider Seiten diese Form zweimal gefunden; ausserdem hatten vier oder fünf eine sehr schwache Krümmung, die übrigen aber waren mit der physiologischen Krümmung in wechselnder Stärke versehen. Das zu meiner Verfügung stehende Material scheint mir doch zu klein, um daraus eine allgemeine Prozent-Statistik aufstellen zu können.

Die *Entwicklung* der Diaphysenkrümmung des Oberschenkels kann man bei jungen Individuen und Neugeborenen verfolgen.

Beim Foetus und beim Neugeborenen habe ich die Vorderfläche der Femurdiaphyse in der Richtung von dem proximalen zum distalen Ende geradlinig oder fast geradlinig gefunden; die projizierte Konturlinie ist gerade mit Ausnahme des proximalen Endes, wo die Projektionslinie etwas konkav (nach vorn) ist. Bei einem vollreifen Fötus habe ich doch eine ganz schwache Konvexität nach vorn gefunden. Dagegen fand ich die hintere Projektionslinie der Diaphyse immer konkav (nach hinten), was doch darauf beruht, dass die beiden Diaphysenenden (von den Epiphysen abgesehen) dicker oder voluminöser sind als der mittlere Teil. Von sechs Diaphysen Neugeborener zeigt ein Fall also eine schwache Konvexität nach vorn, die anderen waren gerade.

An den Femora von zweijährigen und dreijährigen Kindern fand ich eine deutliche Krümmung und zwar in verschiedenem Grade entwickelt. An drei Skeletten von Kindern von acht bis zwölf Jahren war die Diaphysenkrümmung wie bei den Erwachsenen.



Obgleich mein Untersuchungsmaterial in Bezug auf die Entwicklung der Krümmung sehr beschränkt gewesen ist, wage ich doch auszusprechen, dass die physiologische Diaphysenkrümmung des Oberschenkels sich am stärksten entwickelt zu der Zeit, in welcher das Kind mit dem Gehen anfängt und sich in dieser Bewegungsweise einübt, das heisst: Die physiologische Krümmung des Oberschenkels wird vom ersten zum vierten oder fünften Jahr ihre fundamentale oder grundlegende Grössenentwicklung erwerben; freilich kann später die physiologische Krümmung sowohl vergrössert wie modifiziert werden, wenn die Faktoren da sind; denn die Knochensubstanz ist ja bekanntlich sehr lange plastisch.

Betrachten wir auch einen Augenblick die von *pathologischen* Zuständen bedingten deformen Krümmungen der Oberschenkel-diaphyse, so finden wir die rhachitischen als die häufigsten und am meisten bemerkenswert. Diese pathologischen Krümmungen können sowohl bogenförmige wie winkelförmige sein, und in der Regel ist die Konvexität nach vorn gerichtet, während die Konkavität nach hinten wendet, d. h. die Extensorseite ist konvex, die Flexorseite ist konkav.

Auch an anderen langen Knochen des Menschen findet man bekanntlich die Flexorseite der Länge nach ein wenig konkav und die Extensorseite mehr oder weniger konvex, z. B. die untere Hälfte des Humerus, die Diaphyse der Ulna und des Radius.

Die *mechanischen Faktoren*, welche diese Konvexität nach vorn bedingen, sind der Hauptsache nach auf der einen Seite für die *Femora* die *Muskelaktion*, auf der andern Seite das *Körpergewicht* und drittens die *äussere Form* und einmal gegebene *innere Architektur*. Die Querschnitte der Diaphyse zeigen im mittleren Teil eine gewölbte, etwas dünnere Vorderfläche und eine winkelförmige, dickere, kompakte, hintere Kante, welche eine feste Stütze abgibt; die grosse ausgedehnte Vorderfläche dient ja als Insertionsstelle für den M. quadriceps, der ja auch für seinen ausgedehnten Ursprung eine grosse Fläche fordert und darauf auch eine gewisse ziehende und wahrscheinlich eine vergrössernde Wirkung ausübt. Manouvrier<sup>1)</sup> erklärt bekanntlich die Platymerie wesentlich durch die Wirkung des M. quadriceps und des Gluteus maximus. Wenn nun

<sup>1)</sup> L. Manouvrier, La Platymerie. Extrait du Congrès international d'Anthropologie et d'Archéologie préhistorique. 1891.

beim Gehen und Herumlaufen des Kindes das Körpergewicht sich mit der Muskelwirkung, in welcher sowohl *M. quadriceps* wie die Flexoren des Knies in Betracht kommen, gesellt, lässt sich jedenfalls von der einmal gegebenen Formgestalt der Diaphyse mit der hinten liegenden, als Stütze dienenden *Crista femoris* die Krümmung mechanisch verständlich machen. Ist indessen die Widerstandsfähigkeit der Diaphyse durch pathologische Zustände verändert worden, geht die physiologische Krümmung in eine pathologische Deformität über, wenn sie nicht auf andere Weise kompensiert wird.

In einzelnen Fällen scheinen die mechanischen Faktoren einen grösseren Einfluss auf die Formgestalt ausgeübt zu haben als sonst. Während dick gebaute Femora die gewöhnliche physiologische Krümmung besitzen, bemerkt man an einzelnen langen Exemplaren, die verhältnismässig dünn sind, aber starkes Relief nach Muskelinserktionen zeigen, wie nicht allein die Krümmung der Vorderfläche vergrössert ist, sondern auch andere Verhältnisse, die im gegebenen Falle eine Adaption nach den starken Ansprüchen an Festigkeit und Widerstandsfähigkeit entwickelt haben. So scheint zuweilen das Mittelstück in einem gewissen Grade zu schwach gegenüber den muskulären Forderungen gebaut zu sein, und daher hat es mehr als gewöhnlich nachgeben müssen, wodurch stärkere Krümmungen und Torsionen entstanden sind.

Aber wie verhält sich nun der *geradlinige Oberschenkel*? Erstens habe ich solche etwas grazil gebaut gefunden; die *Platymerie* war deutlich anwesend, die *Crista femoris* bald schwach, bald stärker, aber breit, in einem Falle sehr breit (8—10 mm) mit parallelen Labien; auch eine erhabene *Tuberositas glutealis* (oder beginnender *Troch. tertius*) vorhanden. Drei andere Femora, die beinahe geradlinig sind, zeigen zwar eine gut entwickelte *Crista femoris*, aber mit mehr oder weniger *Platymerie* und einer erhabenen *Tuberositas glutealis*.

Was die eigentliche Ursache der geradlinigen Oberschenkel sein kann, ist nicht ohne weiteres zu finden. Wenn man bei Affen und Raubtieren auch eine gewisse Oberschenkelkrümmung findet, spielt das Körpergewicht gewiss hier eine sehr untergeordnete Rolle; die Muskelwirkung scheint mehr in den Vordergrund zu treten. Sieht

man nun den bekannten Oberschenkel aus Trinil an — ich habe nur die von Eug. Dubois gegebenen Zeichnungen gesehen —, so bemerkt man auch bei diesem eine ähnliche geradlinige Form der Diaphyse (infantiler Typus), obgleich doch eine ganz schwache Krümmung anwesend ist. Vorläufig scheint es mir als am meisten plausibel, anzunehmen, dass die geradlinigen Femora ihren infantilen Typus bewahrt haben, weil in den gegebenen Verhältnissen die Muskeln nicht die starke Wirkung ausgeübt haben wie sonst, z. B. später als gewöhnlich, und weil die Knochensubstanz irgendwie einen grösseren Widerstand geleistet hat. Eine Untersuchung an grösserem Material würde sowohl den Index pilastricus wie den Querschnitt berücksichtigen müssen, um den formbildenden Faktoren näherzutreten.



# Ueber Zellen an der Oberfläche des Glaskörpers bei einem Alpakaschaf und bei zwei Hühnern.

Von

**Hans Virchow** (Berlin).

---

(Mit Tafel VI.)

---

Man stösst im Verlaufe mikroskopischer Untersuchungen nicht selten auf Befunde, die sich in einen Zusammenhang mit anderen schon bekannten Tatsachen nicht einordnen lassen, die aber doch in so bedeutungsvoller Weise auftreten, dass man sie nicht wohl unbeachtet lassen kann. In solchen Fällen wird der Beobachter, wenn er nicht in erster Linie an sich, sondern an die Sache bez. an den Leser denkt, seinen Befund zunächst zurückhalten in der Hoffnung, dass es ihm gelingen möge, die aufklärenden Beziehungen noch zu finden.

In dieser Lage befand ich mich, als ich vor 20 Jahren an der Oberfläche des Glaskörpers eines im hiesigen zoologischen Garten verstorbenen Alpakaschafes eine reichliche Formation von Zellen antraf und in demselben Jahre einen analogen Befund an den Augen zweier Hühner machte. Ich habe daher zwar eine kurze Anzeige von diesen Vorkommnissen gegeben<sup>1)</sup> und mich auch späterhin gelegentlich eines zusammenfassenden Glaskörperreferates<sup>2)</sup> auf dieselbe

---

<sup>1)</sup> Über Glaskörperzellen. Verhandlungen der physiolog. Gesellsch. zu Berlin. Sitzung vom 5. Juni 1885.

<sup>2)</sup> Fächer, Zapfen, Leiste, Polster, Gefässe im Glaskörperraum von Wirbeltieren sowie damit in Verbindung stehende Fragen. Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte. 10. Bd. 1900. S. 720—844.



bezogen, aber doch den Befund nicht eingehend geschildert und durch Abbildungen belegt.

Da ich nun in der Zwischenzeit in der Literatur nichts gefunden habe, was zur Erläuterung dienen könnte, und selbst nicht in der Lage bin, weitere Untersuchungen in der genannten Richtung anzustellen, so will ich meine Erfahrungen mitteilen in der Hoffnung, dass die Zukunft eine Aufklärung bringen wird, oder dass wenigstens diese Mitteilung eine kritische Bedeutung für andere Angaben haben kann.

Ich schicke voraus, dass man zwar bei einer nicht unbeträchtlichen Zahl von Wirbeltieren eine kontinuierliche Formation von Zellen an der Oberfläche des Glaskörpers findet, nämlich bei einer Anzahl von Knochenfischen einschl. der Knochenganoiden, bei ungeschwänzten Amphibien und bei Schlangen. Aber alle diese Tiere sind zugleich ausgezeichnet durch den Besitz von Glaskörpergefässen. Nur beim Stör fand ich Zellen ohne Gefässe, möchte aber, wie ich schon in dem erwähnten Referate ausgesprochen habe, raten, ein so ausnahmsweises Vorkommen an einer grösseren Zahl von Fällen zu prüfen, bevor man es theoretisch verwertet.

Ferner kommen Zellen in typischer Weise vor im Bereich der Augenblasenspalte, d. h. an der Papille des Sehnerven und an der gefässhaltigen Leiste bei einer Anzahl von Knochenfischen, insbesondere Stachelflossern.

Alle übrigen Befunde haben nichts Charakteristisches, machen nicht den Eindruck des Typischen. Dies gilt besonders von den Zellen, die man aus dem Glaskörper erwachsener Säugetiere beschrieben hat. Bei diesen sporadisch vorkommenden Zellen hat man immer geschwankt, ob man sie als Residuen des embryonalen Bindegewebes ansehen solle, welches im Gefolge der fötalen Gefässe im Glaskörper-räume getroffen wird, oder als Wanderzellen. Es ist hier noch wieder ausdrücklich zu betonen, dass bei der absoluten Durchsichtigkeit des Glaskörpers derartige isolierte Zellen viel mehr auffallen müssen, als es eine gleich grosse Anzahl von ähnlichen Zellen tun würde, die wir in irgend einem anderen Gewebe antreffen. Man hat also solchen Befunden eine viel grössere Beachtung geschenkt, als man an einer anderen Lokalität tun würde.

Ich glaube mit den vorausgehenden Bemerkungen in aller Kürze das charakterisiert zu haben, was durch vielfache Untersuchungen über Zellen des Glaskörperaumes festgestellt worden ist.

Damit stehen nun die Befunde, von denen ich sprechen will, in einem entschiedenen Gegensatz, insofern als es sich um Formationen von Zellen handelt, die gerade so kontinuierlich und einheitlich sind wie die, welche in der Gesellschaft von Glaskörpergefäßen vorkommen, die jedoch bei einem Säugetier und einem Vogel gefunden wurden, also Tieren, welche keine Glaskörpergefäße besitzen, die ersteren nicht im erwachsenen Zustande, die letzteren auch nicht embryonal.

In beiden Fällen fanden sich übereinstimmend die folgenden beachtenswerten Züge: 1. Die Zellen liegen *an der Oberfläche des Glaskörpers* und zwar im strengsten Sinne nur an der Oberfläche, d. h. in einer einzigen Lage, nie zu zweien oder mehreren übereinander; 2. sie bedecken die *ganze Oberfläche*, oder doch *weite Abschnitte derselben* (s. unten); 3. sie finden sich an der ganzen Oberfläche oder doch an erheblichen Abschnitten derselben (s. unten) *in gleichmässiger Verteilung*; 4. sie haben trotz einer Reihe von Modifikationen einen *einheitlichen Typus*.

Demgemäss lässt sich von einer „Formation“ sprechen.

Ich will nun zunächst durch Schilderung einer Anzahl einzelner Formen den Typus umgrenzen; dann die Frage erörtern, ob es sich bei den beiden genannten Tierarten um die gleiche Zellform handelt, und endlich festzustellen versuchen, welches der gewebliche Charakter dieser Zellen ist.

#### A. *Alpakaschaf (Auchenia alpaco)*.

Das Tier war, wie schon gesagt, im hiesigen zoologischen Garten eingegangen, und zwar war dasselbe mit einer ausgedehnten oberflächlichen Eiterung an einer des Extremitäten behaftet. Ich konservierte das betreffende Auge mit dünner Chromsäure, wie ich sie damals vielfach für die Untersuchung des Glaskörpers anwendete. Dieselbe dürfte etwa eine Konzentration von 1 auf 1000 besessen haben. Nach Eröffnung des Bulbus wurde sodann eine feine Schicht von der Oberfläche abgezogen und mit Hämatoxylin gefärbt. Die

Färbung der Kerne ist noch jetzt sehr intensiv, während die Zellen sehr blass sind. Die Zellkörper sind körnig und mit einer wechselnden Zahl von Vakuolen versehen, worauf ich keinen Wert legen kann, da das Material nicht frisch in meine Hände gekommen war und da die erwähnte Konservierung zweifellos leichte Veränderungen an den Zellen hervorgerufen hat.

Eine gewisse Anzahl von Zellen war rund, wenn auch nicht genau kreisförmig begrenzt, sondern unregelmässig rundlich. Die Zelle A. 1, welche diesen Typus repräsentiert, ist ausserdem noch ausgezeichnet durch einen fadenförmigen Anfang, an dessen Ende eine kleine Anschwellung wie ein Tropfen hängt.

A. 2 ist eine verhältnismässig grosse Zelle mit einem den Kern umgebenden voluminösen Teile, von welchem eine Anzahl von Fortsätzen ausgeht. Leib und Fortsätze zusammen erinnern einigermaßen an eine Ganglienzelle. Die Art, wie die Fortsätze sich teilen, ist eigentümlich und erinnert nicht an einen bekannten Typus. Besonders auffällig ist die rechtwinklige Richtung im Verlauf der Fortsätze und der rechtwinklige Abgang von Seitenzweigen.

A. 3 ist dadurch ausgezeichnet, dass der voluminöseste Teil des Zellkörpers nicht in der Gegend des Kernes, sondern entfernt davon sich findet, während der Kern nur in einer leichten Erweiterung liegt. Über den Kern hinaus setzt sich die Zelle in einen dünneren Teil fort, der sich in mehrere feine Ausläufer teilt, während am entgegengesetzten Ende ganz unvermittelt ein dünner Faden anhängt.

A. 4 zeigt eine Zelle von im wesentlichen spindelförmigem Typus; jedoch hat auch sie auffallende Besonderheiten, selbst wenn man einräumen will, dass die am unteren Ende liegende blasenartige Bildung möglicherweise nicht zu der Zelle gehört. Der Kern liegt in einer kleinen Anschwellung des Zellkörpers, und dieser ist nach beiden Enden hin fadenartig gestaltet, schwillt aber an der unteren Seite noch einmal zu einer Erweiterung an, welche grösser ist als die, in welcher der Kern liegt. Teilungen finden sich an den Fortsätzen dieser Zelle nicht.

A. 5 dagegen scheint vorwiegend durch die Tendenz zur Bildung von Fortsätzen beherrscht, während der Zellkörper selbst fast faden-

förmig ist. Der Kern hat seinen Platz in einer kleinen seitlichen Anschwellung. Die Fortsätze sind mehrfach winklig gebogen und mit kurzen Zacken versehen. Die letzten Enden sind meist spitz.

Die beiden folgenden Formen sind mit deswegen ausgewählt, weil sie zwei „Kerne“ bez. Kernstücke enthalten. Ich will jedoch gleich bemerken, dass ich im Hinblick auf die weiter folgenden Bilder der Meinung bin, dass diese beiden Stücke nicht durch Kernteilung, sondern durch Kernzerfall entstanden sind.

A. 6 besitzt mehrere Fortsätze von verschiedener Länge, den einen, der noch wieder seitliche Sprossen hat, sogar von sehr erheblicher Länge. Die Fortsätze und Seitenausläufer endigen spitz.

A. 7 bringt noch einmal eine einfachere Form zur Anschauung, welche, abgesehen von einer kurzen Zacke am oberen Ende, ungeteilt ist. Doch besitzt auch hier die Gestalt Unregelmässigkeiten, eine leichte Anschwellung in der Mitte und eine tropfenartige Verdickung am unteren Ende. Die beiden Kernfragmente liegen in dem einen, leicht verdickten, Ende der Zelle.

Die drei noch folgenden Figuren zeigen einen weiter gehenden Kernzerfall. In allen Fällen sind durch die scharfe Hämatoxylinfärbung die Kernbestandteile deutlich erkennbar, auch wenn es sich um sehr kleine Körnchen handelt.

Bei A. 8 gibt es 3 Kernstücke. Die Zelle selbst ist rundlich mit leichten Ausbuchtungen des Konturs.

A. 9 zeigt wieder wie A. 2 einen sehr grossen Zellkörper und die Fortsätze in sehr eigentümlicher Weise als drei fadenförmige Anhänge, von denen sich einer noch wieder teilt. Die Zahl der Kernstücke ist 7.

Bei A. 10 endlich ist diese Zahl bis über 20 angewachsen. An der Zelle macht sich eine Tendenz bemerkbar, durch Einschnürung in rundliche Stücke zu zerfallen. Ausserdem gibt es eine Anzahl von fadenförmigen Anhängen.

Angesichts der Vielgestaltigkeit der Zellen ist es wohl nicht leicht zu bestimmen, worin eigentlich das Typische besteht. Auch kann man nicht sagen, dass eine Form der Zahl nach überwiegt. Die runden Zellen sind zwar in der Minderzahl, sie sind aber auch nicht selten. Auch die extremen verästelten Formen sind keine Seltenheiten.



Ein weiteres Merkmal besteht darin, dass die Zellen nicht durch ihre Ausläufer in Verbindung stehen. Liegen an einer Stelle mehrere runde Zellen, so ist der Abstand zwischen ihnen so gross, dass zwischen je zweien etwa 4 bis 6 andere auf einer Linie Platz finden würden.

Wenn ich weiter oben sagte, dass die Zellen in gleichmässiger Verteilung angetroffen werden, so ist das nicht im strengsten Sinne zu nehmen, als wenn der Abstand zwischen je zwei Zellen immer ganz genau der gleiche wäre. Indessen sind doch die Unterschiede unbedeutend, und nirgends findet sich eine zellenfreie Stelle. Das Stück, welches ich konserviert habe, hat einen Durchmesser von 7 mm, und an ihm finden sich die Zellen bis an alle Ränder heran. Ich darf es also für wahrscheinlich halten, dass die gesamte Oberfläche des Glaskörpers von dieser Formation bedeckt war.

### *B. Huhn.*

Ich traf die Zellen, von denen ich sprechen will, bei zwei Tieren. Das eine derselben, wie mir eine Notiz sagt, war ein einjähriger Hahn, und sein Auge war  $3\frac{1}{2}$  Monate in gesättigter Pikrinsäurelösung aufbewahrt gewesen. Über die Konservierung des andern habe ich keine Aufzeichnung. Von den beiden Präparaten ist das eine im Laufe der Zeit verdorben und fortgeworfen worden, das andere hat sich erhalten und zeigt die Merkmale deutlich. Es sind hier auch die Zellen stärker gefärbt; es scheint, dass sie saftiger, nicht so dünn ausgebreitet sind wie bei dem Alpaka-Schaf. Auch ist der Typus mehr einheitlich; insbesondere fehlen Formen mit Kernzerfall. Ich kann mich infolgedessen auf eine geringere Zahl von Figuren beschränken.

H. 1 zeigt einen unregelmässigen Zellkörper, an dem wohl eine gewisse Neigung zur Bildung von Fortsätzen hervortritt, doch hat die Zelle eine gedrungene Gestalt behalten. An der untern Seite sieht man eine feine Linie, die durch einige Vakuolen von dem übrigen Zellkörper geschieden ist. Diese Erscheinung, die ich öfters traf, dürfte wohl so zu deuten sein, dass die Zelle im frischen Zustand bis an diese Linie reichte, aber sich beim Konservieren stellenweise von dem Rande zurückzog.

Zellen von diesem gedrungenen Typus sind selten; die mehr in Fort-

sätze ausgezogenen Zellen überwiegen durchaus. Jedoch kommen sogar rundliche Zellen vor.

Die Kerne waren immer sehr gleichartig. In den weniger gestreckten Zellen sind sie rundlich, in den stärker gestreckten Zellen mehr in die Länge gezogen; zuweilen haben sie eine nierenförmige Gestalt.

Bei H. 2 lässt sich noch von einem dickeren Zellkörper sprechen, an dessen einem Ende der Kern liegt; von ihm gehen ein kurzer und ein längerer fadenförmiger Fortsatz aus, letzterer am Ende tropfenartig angeschwollen.

H. 3 zeigt eine sternförmige Zelle, d. h. der den Kern umgebende Teil ist sehr reduziert und die Zelle im übrigen in Fortsätze — hier deren drei — ausgezogen. Es kommen auch Zellen mit vier Ausläufern vor.

H. 4 bringt den Haupttypus zur Anschauung, die spindelförmige Zelle. Der Kern ist nur von wenig Protoplasma umgeben und die Zelle in zwei Ausläufer verlängert, die jedoch nicht glatt, sondern mit Zacken, kurzen Anhängen und Anschwellungen versehen sind. Auch hier endigt der eine Ausläufer mit einem Tröpfchen.

Bei H. 5 ist dieser Typus zum Extrem gesteigert; es ist durch Ausziehen der Fortsätze die fadenförmige Zelle entstanden. Aber auch hier ist die Zelle nicht glatt, sondern mit leichten Knicken, Zacken, Verdickungen versehen; die beiden Enden teilen sich in je zwei Spitzen.

Auch in diesem Falle liegen die Zellen isoliert. Es fanden sich allerdings an einigen wenigen Exemplaren Verbindungen durch Ausläufer, doch waren diese so selten, dass man sie wohl als eine Zufälligkeit ansehen muss.

Was die räumliche Verbreitung anlangt, so gibt davon Figur H ein anschauliches Bild; es zeigt sich, dass trotz der spindelförmigen und verästigten Gestalt der Zellen die Raumauffüllung eine sehr gleichmässige ist und dass zwischen den einzelnen Zellen die Abstände in sehr genauer Weise eingehalten sind. Die Verteilung ist eine noch gleichmässiger, als sie beim Alpakaschaf angetroffen wurde. Aber dies bezieht sich nicht auf das ganze Präparat. Das konservierte Stück hat einen Durchmesser von 9 mm. An ihm finden sich einige Stellen, an denen die Zellen dichter liegen, und andere Stellen, an denen die Zahl abnimmt, ja sogar die Zellen gänzlich schwinden. Es

muss nun allerdings bemerkt werden, dass bei der Herstellung eines solchen Präparates, wobei zuerst der Glaskörper von der Netzhaut getrennt und dann in dünnen Schichten abgeblättert wird, die Möglichkeit besteht, dass ein Teil der Zellen sich der Beobachtung entzieht, sei es, dass eine dünne Schicht von Glaskörper an der Netzhaut zurückbleibt, sei es, dass bei dem Abblättern die zellentragende Schicht verletzt wird — woraus die Forderung abzuleiten wäre, dass bei einer planmässigen Untersuchung auch die Netzhaut gemustert werden muss —; aber ich kann doch nicht mit einem so hohen Grade von Wahrscheinlichkeit wie bei dem Alpakaschaf behaupten, dass sich die zellige Formation über die gesamte Oberfläche ausgedehnt hat. Aber selbst wenn dies nicht der Fall ist, so ist doch der Befund beachtenswert genug.

Als ich die geschilderten Zellen kurz hintereinander bei zwei Hühnern angetroffen hatte, habe ich danach noch bei einem dritten Huhn und bei drei Enten gesucht; ich habe jedoch in allen diesen Fällen nicht eine Spur ähnlicher Zellen gefunden.

Sind nun die geschilderten zelligen Formationen, die des Alpaka-schafes und die des Huhnes, für *gleichwertig* zu erachten? Ich glaube, dass man diese Frage bejahen muss, obwohl sich im einzelnen eine Reihe feinerer Unterschiede findet. Worin diese Unterschiede bestehen, will ich nicht versuchen zu formulieren. Denn da in jedem der beiden Fälle eine ziemlich weitgehende Variation des Typus vorliegt, so ist es schwer, das Charakteristische bestimmt anzugeben. Jedenfalls sind aber die Unterschiede nicht grösser, ja nicht einmal so gross, wie etwa zwischen den „Glaskörperzellen“ eines Frosches und denen eines Knochenfisches, ja innerhalb der Klasse der Knochenfische zwischen einem Labriden und einem Cyprinoiden.

Stellen wir uns aber auf diesen Standpunkt, d. h. nehmen wir die geschilderten Formationen für homolog, so gewinnen wir damit für die Untersuchung einen wesentlich festeren Standpunkt.

Zunächst ist es schon von erheblicher Bedeutung, dass sich eine solche Formation nicht nur in einem, sondern in mehreren Fällen gefunden hat. Ich möchte ausdrücklich betonen, dass, wenn ich diese Formation bei *einem* Huhn gefunden hätte, ich sie wohl für meine

Person für sehr auffällig gehalten, aber angesichts des ganz exceptionellen Charakters eines solchen Befundes darüber geschwiegen hätte. Der Umstand, dass sie sich bei zwei Hühnern fand, änderte schon sehr wesentlich die Situation. Da sie aber auch bei einem Säugetier angetroffen war, so steigerte sich das Interesse an dem Befunde noch mehr. Der Gedanke liess sich nicht abweisen, dass hier etwas vorliegt, was in der einen oder anderen Weise von Bedeutung ist.

Sodann gewinnen wir durch den Vergleich der beiden Befunde die Möglichkeit, das Wesentliche bestimmter zu erkennen und es von dem Nebensächlichen zu trennen.

Endlich aber engt sich der Kreis der Erklärungsmöglichkeiten ein, indem zwei Möglichkeiten, an welche man vielleicht beim Säugetier denken könnte, beim Vogel ausgeschlossen sind.

*Deutung der Befunde.* Angesichts des Umstandes, dass hier Befunde vorliegen, welche von dem, was wir sonst von Vögeln und Säugetieren wissen, abweichen, ist die weitestgehende Kritik erforderlich.

Es ist daher zunächst zu fragen, wie weit etwa durch die Beschaffenheit des Materials und die Behandlung Veränderungen, *Kunstprodukte* hervorgerufen sein können. In dieser Hinsicht ist das Nötige weiter oben schon gesagt und soll hier wiederholt werden: das Alpakaschaf kam nicht so frisch in meine Hände, wie ein eben geschlachtetes Tier, und die Behandlung mit dünner Chromsäure war nicht dazu angetan, feinere Eigentümlichkeiten zu konservieren; die Hühnerköpfe kamen ganz frisch in meine Hände, und die Behandlung der Augen war jedenfalls derartig, dass erhebliche Veränderungen ausgeschlossen sind. Aber selbst die kadaverösen Veränderungen, die bei ersteren etwa eingetreten sein können, haben für die Fragen, die hier behandelt werden, gar keine Bedeutung. Es ist also zu sagen: durch die Beschaffenheit und Behandlung des Materials kann eine Unklarheit nicht hervorgerufen werden.

Die zweite kritische Frage ist die, ob vielleicht *pathologische Verhältnisse* vorlagen. Das Alpakaschaf war, wie ich schon gesagt habe, mit einer Eiterung an einer seiner Extremitäten behaftet gewesen, und obwohl ich einen Zusammenhang zwischen dieser und dem Glaskörperbefunde nicht zu erkennen vermag, so will ich das Faktum



doch nicht unerwähnt lassen. Die Hühner dagegen waren völlig gesund, soweit erkennbar; sie waren vom Hofe weg für Küchenzwecke geschlachtet. Etwas Pathologisches lag also den Befunden nicht zu Grunde.

Es kommt die dritte kritische Frage, ob es sich vielleicht bei diesen „Zellen von der Oberfläche des Glaskörpers“ um *Elemente der Netzhaut* gehandelt habe. Wer viel mit Glaskörper gearbeitet hat, weiss, dass oft genug bei der Trennung von Netzhaut und Glaskörper gewisse Bestandteile der ersteren am letzteren zurückbleiben, und ich bin aus eigener Erfahrung mit solchen Erscheinungen bekannt. Es kommen natürlich nur Dinge von der inneren Oberfläche der Netzhaut oder höchstens aus der Nervenfaserschicht in Betracht. Es wäre dabei, wenn man die Grenze der Möglichkeiten denkbar weit stecken will, an drei Dinge zu denken: an die Basalkegel der Stützfaseren, an Gliazellen der Nervenfaserschicht und an Bindegewebszellen, welche zu den Blutgefässen gehören. Mit der letztgenannten Möglichkeit gehe ich sogar schon so weit, etwas zu nennen, was man gar nicht kennt, denn eine zusammenhängende zellige Formation dieser Art ist gar nicht bekannt, man könnte höchstens daran denken, dass sie, ohne bisher entdeckt zu sein, doch existiert. Aber diese Möglichkeit würde ohnedies für das Huhn wegfallen, da die Vögel keine Netzhautgefässe haben. Ebensowenig wird man behaupten wollen, dass die im vorausgehenden geschilderten Zellformen mit Gliazellen oder mit Radialfaserkegeln Ähnlichkeit haben. Es fällt also die Möglichkeit fort, Elemente der Netzhaut zur Erklärung heranzuziehen, und es muss die Auffassung festgehalten werden, dass die fraglichen Zellen der Oberfläche des Glaskörpers selbst zugehören.

Ich vermeide absichtlich den Ausdruck: „Es sind Glaskörperzellen“, und sage nur: „Es sind Zellen *von der Oberfläche des Glaskörpers*“, und zwar aus einem Grunde, den ich schon in dem erwähnten Referat formuliert habe und den ich hier wiederholen will. Wenn man zu der Überzeugung gelangt ist, dass im Glaskörper ein Gerüst bzw. ein Gewirr von (festen) *Fasern* enthalten ist — eine Auffassung, zu der ich mich schon vor 20 Jahren bekannt habe und die jetzt, vor allem durch die ausführlichen Mitteilungen von Retzius, zu allgemeiner Annahme gelangt ist —, so können nur solche Zellen unbedingt als

„Glaskörperzellen“ bezeichnet werden, bei denen sich aus ihrer Gestalt und Lagerung *bestimmte genetische Beziehungen zu den Fasern* ableiten lassen. Das ist aber bisher noch in keinem Falle mit Sicherheit möglich gewesen, so vielfach auch Zellen im Glaskörpertraume beobachtet und beschrieben worden sind, und ist auch im vorliegenden Falle nicht möglich. Wenn ich daher in meiner früheren kurzen Notiz die Zellen, die ich beim Alpakaschaf und beim Huhn gesehen habe, als „Glaskörperzellen“ bezeichnete, so sehe ich mich jetzt zu einer vorsichtigeren Ausdrucksweise gezwungen angesichts der Wendung, welche die Glaskörperfrage in den letzten Jahren genommen hat. Es ist bekannt, dass von einigen Autoren eine retinale Herkunft des Glaskörpergewebes behauptet wird (Tornatola, Rabl, Fischel), und dass einige andere Autoren wenigstens z. T. auf diesem Standpunkte stehen (v. Kolliker, v. Lenhossek, Szili, Cirincione). Unter diesen Umständen sind Zellen, wie die beschriebenen, die doch ihrer ganzen Erscheinung nach eher an mesodermale Zellen erinnern, mit einer sehr weitgehenden Kritik zu betrachten.

Eine Frage aber, die gestellt werden kann und in erster Linie gestellt werden muss, ist die: Handelt es sich um *fixe Zellen* oder um *Wanderzellen*? Ich muss bekennen, dass ich, so oft ich im Laufe der Jahre die geschilderten Präparate wieder zur Hand genommen habe, stets unschlüssig vor dieser Alternative stehen geblieben bin, weil die Merkmale, die an diesen Zellen aufgefunden werden konnten, in keine der beiden Richtungen mit voller Bestimmtheit hinwiesen; oder — anders und vielleicht richtiger ausgedrückt — weil sowohl gegen die eine wie gegen die andere Diagnose mancherlei einzuwenden war. Schliesslich aber, wenn man sich gedrängt sieht, sich für eine von beiden Möglichkeiten zu entscheiden, bzw. sich zu entscheiden, welche von beiden man ausschliessen will, so sind doch wohl die *Wanderzellen auszuschliessen*, denn wenn es schon mit unseren sonstigen Erfahrungen nicht vereinbar wäre, dass Wanderzellen sich ausschliesslich flach an der Oberfläche des Glaskörpers ausbreiten und nie in zwei- oder mehrfacher Lage gefunden werden sollten, so wäre es ganz unverständlich, welcher Einfluss eine derartig *gleichmässige Verteilung* derselben über eine weite Fläche herbeiführen sollte, wie sie hier getroffen wurde.

Ich muss mich also dahin aussprechen, dass es sich um eine *Formation fixer Zellen* handelt, wobei ich jedoch angesichts der Vieltätigkeit der Formen die Möglichkeit einräumen muss, dass die Zellen mit der Fähigkeit begabt sind, ihre Form zu ändern.

Fragt man sich nun, in welchen *Zusammenhang* diese Formationen fixer Zellen einzureihen sind, so bieten sich zum Vergleiche doch immer nur diejenigen Formationen von Zellen, welche bei Knochenfischen, Anuren und Schlangen in einschichtiger Lage an der Oberfläche des Glaskörpers getroffen werden; allerdings bei den genannten Gruppen immer in Gesellschaft von Gefässen. Die Situation liegt aber insofern bei dem Säugetier und bei dem Vogel verschieden, als die *Säugetiere* in einem gewissen *Embryonalstadium* Gefässe an der Oberfläche des Glaskörpers besitzen, aus denen die Netzhautgefässe hervorgehen (die zuerst auftretenden im Innern des Glaskörpers gelegenen Zellen und Gefässe können hier nicht in Betracht kommen), während die Vögel keine derartige Formation haben. Es könnten also beim Alpakaschaf, während die Gefässe in die Netzhaut „hineingerückt“ sind, die Zellen auf der Oberfläche des Glaskörpers sich erhalten haben, während beim Huhn etwas Ungewöhnliches, sonst nicht Vorhandenes, nur auf dem Wege der vergleichenden Morphologie Erklärbares vorläge.

Unter diesem Gesichtspunkte hätte es ein gewisses Interesse, das Alter der untersuchten Tiere zu kennen. Das Alpakaschaf war der äusseren Erscheinung nach „erwachsen“, indessen zeigte sich beim Macerieren der Knochen, dass die Epiphysen noch nicht mit den Diaphysen verbunden waren; von den Hühnern war das eine, wie gesagt, ein Jahr alt, also auch noch nicht gerade „alt“.

Ich bin weit davon entfernt, behaupten zu wollen, dass die Frage geklärt ist; ich möchte nur von neuem die Aufmerksamkeit darauf lenken, dass es sich bei den Zellen des Glaskörperraumes durchaus nicht nur um Probleme der Histiologie und Histiogenese, sondern in sehr weitgehendem Masse um Probleme der vergleichenden Morphologie handelt.

---

# Bemerkungen über Gruben, Kanäle und einige andere Besonderheiten am Körper des Grundbeins (Os basilare).

Von

W. Waldeyer.

---

W. Krause<sup>1)</sup> hat sowohl im Hauptteile seines „Handbuches der menschlichen Anatomie“ (II, S. 30), als auch in dem dazu gehörigen dritten Teile, der 1880 unter dem Titel „Anatomische Varietäten, Tabellen etc.“ besonders erschienen ist (S. 62 u. 63), und auch in seiner „Anatomie des Kaninchens“ gewisser als regelmässiger Bildungen oder als Varietäten auftretender Eigentümlichkeiten am Körper des Os basilare gedacht, und zwar eingehender, als man dies in Lehrbüchern sonst zu finden pflegt.

So der „*Crista muscularis*“, l. c. Handbuch II, 30, und der vor ihr liegenden „*Fovea parva*“, der Insertionsmarke des M. rectus capitis anticus (Varietäten, S. 63). Ausführlicher wird in letzterem Werke, S. 62, auch der Landzertsche „*Canalis craniopharyngeus*“ besprochen. In seiner Anatomie des Kaninchens führt W. Krause das „*Foramen cavernosum*“ auf. Dasselbe leitet in die Sella turcica. Man sieht gegenwärtig meist diese Öffnung als zum Canalis craniopharyngeus gehörig an, der hier eine beständige Bildung darstellen soll. W. Krause spricht sich über diesen Punkt nicht aus. Ich komme weiter unten auf diese Frage zurück.

Ich habe gelegentlich einer Durchsicht des Schädelmaterials unserer Berliner anatomischen Sammlung dem Körper des „Grund-

---

<sup>1)</sup> Handbuch der menschlichen Anatomie (3. Aufl. des Handbuchs der Anatomie von C. Krause). Hannover, Hahnsche Buchhandlung, 1879.



beins“ einige Aufmerksamkeit gewidmet und möchte aus Anlass des 50. Doktorjubiläums des hochverdienten Anatomen, dem dies Heft der von ihm begründeten Zeitschrift gewidmet ist; meine Befunde, die nur bescheidene Ergänzungen zu bestehenden Angaben sein sollen, in Kürze mitteilen.

Ich bespreche:

1. den *Canalis craniopharyngeus* (Landzert),
2. die *Fovea bursae* (Tourtual),
3. den *Canalis basilaris medianus* (W. Gruber),
4. abnorme Öffnungen der *Sinus sphenoidales*.

### 1. *Canalis craniopharyngeus*.

Einer genaueren Besprechung dieses nur sehr selten bei erwachsenen Menschen gefundenen Bildungsrestes kann ich entraten, da derselbe erst jüngst von Le Double<sup>1)</sup> und insbesondere von Sokolow<sup>2)</sup> in monographischer Form bearbeitet worden ist, unter, so viel ich sehe, vollständiger Berücksichtigung der Literatur. Was ich über diese Bildung zu berichten habe, bezieht sich auf eine Ergänzung der Statistik durch eine auf rund 1000 Schädel Erwachsener ausgedehnte Untersuchung, auf die Besprechung von „Spuren“ dieser Bildung beim Menschen und auf das Vorkommen des Kanals beim Gorilla, Schimpansen und Kaninchen.

Statistisch habe ich die etwas herabstimmende Angabe zu machen, dass ich unter den 1000 Schädeln Erwachsener unserer Sammlung nicht einen einzigen Fall von vollkommen erhaltenem *Canalis craniopharyngeus* gefunden habe. Sokolow stellt die bekannt gewordenen

---

<sup>1)</sup> Le Double, Le canal cranio-pharyngien, hypophysaire ou pituitaire de l'homme. Bulletins et mémoires de la Société d'Anthropologie de Paris. Ser. V. T. IV. 1903. — Derselbe, A propos du Canal cranio-pharyngien. Ibid. S. 483. — Derselbe, Traité des Variations des Os du Crâne de l'homme et de leur signification au point de vue de l'Anthropologie zoologique. Paris, Vigot Frères, 1903.

<sup>2)</sup> Sokolow, P., Der *Canalis craniopharyngeus* (aus dem Anatomischen Institut der Universität Basel). Arch. f. Anat. u. Phys. Anat. Abt. Heft 3, 1904. (Die Arbeit liegt fertig gedruckt vor und ist mir als Herausgeber des Archivs schon jetzt zur Kenntnis gekommen; ich darf mich mit gütiger Erlaubnis des Autors und Prof. Kollmanns, der übrigens die Ergebnisse bereits auf der diesjährigen Anatomen-Versammlung in Jena besprochen hat, auf dieselbe beziehen.)

Fälle, wo genaue Zahlen vorliegen, von Romiti, der zuerst den Kanal bei einem älteren Kinde beschrieben hat (800 Schädel), von Rossi (3712 Schädel), von Rizzo (335 Schädel) und 434 Schädel aus der Baseler Sammlung zusammen; es ergaben sich auf 5281 Schädel 16 Fälle, d. i. 0,3 %. Rechnet man nun meine 1000 untersuchten Schädel mit rein negativem Befunde hinzu, so hätten wir also 6281 Schädel Erwachsener mit 16 Fällen, welches einem Prozentsatze von nur 0,25 entsprechen würde.

Ich füge noch hinzu, dass die von mir untersuchten Schädel etwa zur Hälfte Europäern angehörten; die andere Hälfte verteilte sich, abgesehen von einzelnen versprengten Völkern mit kleineren Zahlen, auf Neger von Westafrika, Peruaner (vom Gräberfeld von Ankon) und Oceanier, vor allem Neu-Britannier. Demnach würden also auch bei weiterer Untersuchung von Schädeln dieser aussereuropäischen Völkerschaften schwerlich grössere Prozentsätze zu erwarten sein.

*Spuren* des Kanales traf ich bei Erwachsenen häufiger. Ich rechne dahin Fälle, wo von der unteren Fläche des Basisphenoids, in welchem bekanntlich der Kanal liegt, ein kürzerer oder längerer blinder Kanal anhebt, um in der Spongiosa des Keilbeinkörpers zu enden, oder solche, wo ein solcher blinder Kanal von der Sella aus beginnt. Sokolow beschreibt beiderlei Fälle; ich sah Beispiele des letzteren, d. i. blinder Kanal von der Sella aus, nicht. Ich rechne aber dahin auch Fälle, wo man nur eine kleine unscheinbare Öffnung an der typischen Stelle des hinteren Keilbeinkörpers trifft, die nur 1—2 mm tief eine feine Sonde eindringen lässt, wenn ihr oben in der Sella eine ähnliche Öffnung entspricht und man auf medianen Sägeschnitten durch den Keilbeinkörper hindurch zwischen den beiden Öffnungen eine Spur verfolgen kann, die sich entweder als ein kontinuierlicher, aber auch als ein diskontinuierlicher Streif etwas mehr kompakter Substanz von der Spongiosa abhebt. Ich habe 5 Schädel, bei denen mir kleine Öffnungen den Verdacht auf Spuren des Canalis craniopharyngeus weckten, median durchsägen lassen und bei dreien diese Spuren gefunden. Nun sind solche gewiss häufiger, da ich nicht sämtliche dererlei Dinge verdächtigen Schädel durchsägen mochte. — In ein paar Fällen führte die eine oder die andere Öffnung zunächst

in eine weitere glattwandige Knochenzelle, und auch diese möchte ich hierher zählen.

Unter 30 Schädeln von Föten und Neugeborenen traf ich den Kanal in richtiger Ausbildung zweimal, in deutlichen Spuren gleichfalls zweimal, doch liess ich auch hier nicht alle durchsägen.

Von Interesse sind die Befunde beim *Gorilla* und beim *Schimpanse*. Auf 26 Gorillaschädeln kamen 7 Fälle, darunter 2 von völlig durchgehendem Kanal, der aber nur eine Schweinsborste durchliess — es handelte sich um Schädel erwachsener Weibchen. In dem einen dieser Fälle war der Kanal vom Sinus sphenoidalis unterbrochen; beide Kanalstrecken, die von oben sowohl wie die von unten beginnende, mündeten nach einem Verlaufe von 2—3 mm in den Sinus sphenoidalis ein. Die übrigen 5 Fälle erschloss ich nur aus der Lage einer unteren Öffnung, kann also nicht mit voller Sicherheit für sie eintreten.

Auf 10 Schimpansen-Schädeln kamen 4 Fälle von wohlausgebildeten, durch Sondierung und Aufsägen festgestellten Kanälen. Drei der Schädel gehörten indessen noch jungen Tieren an. Der vierte Fall verdient besondere Erwähnung; es handelt sich um den Schädel eines zwar noch jungen, aber schon ausgewachsenen Individuums. Der Kanal, der eine Schweinsborste gut durchliess, *verläuft mitten im Septum sinuum sphenoidalium*. Letztere Sinus sind stark entwickelt; sie gehen, so scheint es, noch ein wenig in die pars basilaris des Hinterhauptbeines ein. Das Septum steht ziemlich genau median, der Sägeschnitt hatte es — er war absichtlich ein wenig extramedian geführt worden — unverletzt gelassen; man sieht schon am Septum von aussen her den Verlauf des Kanals als eine kleine an ihm aufsteigende Auftreibung. Wir haben hier einen Gegensatz zu dem vorhin erwähnten Falle vom Gorilla, wo der Kanal von oben und von unten her in den Sinus einmündet.

Sonach habe ich auf 36 Anthropoidenschädeln (26 Gorilla, 10 Schimpansen) 6 sichere Fälle eines durchgängigen Kanals, was ungefähr 17% entspricht. Wären die für den Gorilla nach dem Vorhandensein der unteren Öffnung noch vermuteten Kanäle sicher, dann kämen

auf 36 Schädel 11 Kanäle, was dem von Maggi<sup>1)</sup> gefundenen Prozentsatze entsprechen würde.

Bekanntlich wird vom Kaninchen (*Lepus cuniculus*) angegeben (Maggi<sup>2)</sup> u. a.), dass bei ihm der Kanal beständig vorkomme. Dass man stets oder fast stets an der betreffenden Stelle einen solchen Kanal findet, soll zugegeben sein, aber entspricht dieser Kanal einem echten *Canalis craniopharyngeus*, d. h. einem solchen, der durch den Entwicklungsgang der *Hypophysis cerebri* bedingt ist, also dem Rathke'schen Gange zu homologisieren ist? Dass die untere Öffnung an der betreffenden Stelle stets vorliegt, ist noch kein Beweis. W. Krause erklärt, indem er die untere Öffnung als „*Foramen cavernosum*“ beschreibt und das Vorhandensein einer relativ grossen Vene in dem davon ausgehenden kurzen Kanale nachweist, den Kanal für einen venösen Knochenkanal. Allerdings könnte ja die Sache auch so liegen, dass die Hypophysenanlage denselben Weg genommen hat wie später die Vene und der letzteren gewissermassen den Weg bahnte. Ich möchte diese Ansicht vertreten, da ich auf Durchschnitten frischer Kaninchenköpfe das in dem Kanale liegende Bindegewebe mit der Vene von unten her an die *Hypophysis* herantreten sah.

In gleicher Weise wie bei *Lepus cuniculus* fand ich den Kanal bei einem von K. Dönitz aus Japan seinerzeit für die Berliner Sammlung eingesandten Schädel von *Lepus brachyurus*.

## 2. *Fovea bursae*.

Unter dem Namen „*Fovea bursae*“ hat Tourtual 1846<sup>3)</sup> eine bald mehr rundliche, bald mehr längliche Grube beschrieben, welche dicht vor dem *Tuberculum pharyngeum* am Grundbein gelegen ist. W. Gruber<sup>4)</sup> hat sie am genauesten untersucht und unterscheidet

<sup>1)</sup> Maggi, Il Canale cranio-faringeo negli antropoidi. Rendic. Reale Istit. Lomb. Ser. II. Vol. XXIV. 1891.

<sup>2)</sup> Maggi, Intorno al foro pituitario ectocranico nei mammiferi. Rendic. Reale Istit. Lomb. Ser. II. Vol. XXVI. 1893.

<sup>3)</sup> Tourtual, Neue Untersuchungen über den Bau des menschlichen Schlund- und Kehlkopfes. Leipzig 1846.

<sup>4)</sup> Gruber, W., Beobachtungen aus der menschlichen und vergleichenden Anatomie. Berlin, Hirschwald, 1889.



drei Formen: eine Foveola infundibuliformis posterior, eine Foveola vera mediana und eine Foveola infundibuliformis anterior. Alle drei gehören dem Occipitale an; die hintere erstreckt sich mit ihrem blinden Ende in der Richtung nach hinten zum Tuberculum pharyngeum hin, die mittlere verläuft mehr oder weniger senkrecht nach oben in den Körper des Hinterhauptbeines hinein, die vordere verläuft wie die hintere wieder schräg, und zwar nach vorn zum Basisphenoideum hin; sie kann in die Synostose zwischen Occipitale und Basisphenoideum eindringen, ja in das letztere selbst. Ich habe an den tausend durchgesehenen Schädeln alle drei Formen, wie sie Gruber beschreibt, beobachten können. Was mir auffiel, war die sich fast immer gleichbleibende Kapazität der Foveae; es sind aber von Gruber u. A. doch erhebliche Grössenunterschiede hervorgehoben worden. Mir scheint ihre Häufigkeit nach den Befunden an unserem Material grösser zu sein, als die von Le Double (l. c. „Traité des Variations“ S. 87) berichteten, nach eigenen Befunden und nach denen von Romiti, Rossi und Mortelli erhobenen Zahlenverhältnisse es ergeben — 1,4% —. Gruber hat im Mittel etwa 1%. Ich möchte noch das hervorheben, dass ich keinerlei Rassenunterschiede, weder in der Form, noch in der Häufigkeit fand. Bei den untersuchten Anthropoiden zeigte sich kein Fall.

### 3. *Canalis basilaris medianus.*

Über diesen Kanal, den ich mit Gruber für einen Venenkanal ansehe, soll nur angeführt werden, dass ich ihn unter den *Menschenschädeln* unserer Sammlung sehr selten, dagegen bei den *Gorillaschädeln* in verschiedenster Weite häufig fand — 5 Fälle auf 26 Schädel, also in 4% —. Die *Schimpanzenschädel* zeigten keinen Fall. In der mir zugängigen Literatur über den Gorilla habe ich den Kanal nicht besprochen gefunden, und so gestatte ich mir diese kurze Bemerkung. Wie weit er etwa mit der Foveola infundibuliformis posterior in Verbindung zu bringen sei, darüber wären weitere Untersuchungen erwünscht.<sup>1)</sup>

<sup>1)</sup> Die von mir eingesehenen Werke sind: 1. Le Double, l. c. „Traité des Variations“. — 2. Gruber, Mémoires de l'Acad. impériale de St. Pétersbourg. 1880. — 3. Hartmann, R., Der Gorilla. Zoologisch-zootomische Untersuchungen. Leipzig, Veit & Co. 1880. — 4. Allen Thomson, Observations on some points in the

#### 4. *Abnorme Öffnungen der Sinus sphenoidales.*

Gruber beschreibt einen Fall, in welchem der Sinus sphenoidalis — er war nach Resorption der Scheidewand aus beiden Sinus verschmolzen — in die Foveola infundibuliformis anterior mündete.<sup>1)</sup> Unsere Sammlung besitzt einen fast als „nannocephal“ zu bezeichnenden Schädel, an dem sich mehrere Öffnungen in der unteren Wand des rechtsseitigen Sinus sphenoidalis finden. Das Septum steht mit seinem hinteren Ende extramedian nach links gewendet, so dass der rechte Sinus hinten die ganze Breite des Basisphenoidkörpers einnimmt. Hier findet sich (am macerierten Schädel) jederseits am Rande des genannten Körpers eine linsengrosse Öffnung, welche von der basalen Aussenfläche in den Sinus hineinführt. Ausserdem finden sich noch einige kleinere.

Ich wurde durch diesen Befund veranlasst, in unserer Sammlung nachzusehen, und fand, dass solche Kommunikationen zwischen der Höhle des Keilbeinsinus und der Aussenwelt an der Basis des Grundbeinkörpers gar nicht zu den Seltenheiten gehören. Nur sind sie meist viel kleiner als die soeben beschriebenen. In der Literatur sind sie nur gelegentlich erwähnt. Dass sie aber für die Fortpflanzung pathologischer Prozesse vom Nasenrachenraum zum Sinus sphenoidalis und umgekehrt bedeutungsvoll werden können, ist nicht zu bestreiten, und so mag denn hier eindringlicher darauf hingewiesen werden, als dies bisher geschehen ist. Öffnungen der *cerebralen* Wand der Sinus

---

Osteology of an Infantile Gorilla. Rep. of the British Assoc. for the Advanc. of Sc. 1878 (held at Dublin), S. 597. London, John Murray, 1879. — 5. Burt u. Wm. Turner, Exhibition of three Skulls of the Gorilla, etc. Proc. of the Royal Soc. of Edinburgh. Edinburgh, Neill & Co., 1866. — Halford, G. B., On the Skeleton of the Gorilla. Transact. and Proceed. of the Royal Soc. of Victoria, Vol. VII. Melbourne 1866. — 6. Bischoff, Th. W., Über einen im Besitz des Dr. Auzoux befindl. männl. Gorillaschädel. Sitz.-Ber. d. K. Bayerischen Akad. d. Wiss. Math.-phys. Kl. München 1867. S. 283 u. auch S. 444. — 7. R. Virchow, Über den Schädel des jungen Gorilla. Monatsberichte der Königl. Preuss. Akademie der Wissenschaften. 1881.

<sup>1)</sup> Gruber, W., Beobachtungen aus der menschlichen und vergleichenden Anatomie. Berlin, Hirschwald, 1889. 4. (Auch bei Le Double, l. c. „Traité des variations des os du crâne“ erwähnt.)

sphenoidales werden häufiger angeführt, so von Zuckerkandl (Encyklopädie der gesamten Heilkunde, herausg. von A. Eulenburg, 2. Aufl. Art. „Nasenhöhle“, S. 25, und von Testut, *Traité d'Anatomie humaine*, III. éd. T. I. S. 117/118). Nach Henle (Knochenlehre, 3. Aufl. S. 205) münden zuweilen die von ihm so benannten Canales vomero-basilares laterales in die Sinus sphenoidales. S. a. Poirier, *Traité d'Anatomie humaine*, II. édité., *Ostéologie* S. 416.

---

## **Some Considerations respecting the Parietal Bone.**

By

**R. J. Anderson,**

Professor of Biology in Galway.

---

(With 83 Fig.)

---

The form and relations of the parietal bones are of so much interest that some references to details of relationship in special groups will not be wanting in importance. The size, absolute and relative, the extension of the borders and angles, and the thickness of these bones in some animals, point to various controlling influences during their growth. The condition of the nervous organs beneath seems for a longer or shorter time to influence the growth of the cranial bones proper. It may be conceded that the centres of ossification may count upon subjacent vascularity and nerve influence as potent factors. The other factors are the nature of the tissues, the muscle development, the growth of other bones and the nature of the pressures and impulses and the amount and distribution of the formative material. The fluctuations from time to time in the various factors make it difficult to say that bones of the same name exactly correspond in all cases. Indeed it is probable that they serve chiefly as keys to the situation, in each particular case. A bone indeed may be produced or altered by forces from within or from without and the adjustment of these forces may give rise to bones of the same shape, which are resultant of different forces.

It follows, therefore, that we can only approximately gain some knowledge of the position of the parietal bones. Commencing with a reference to the prehistoric Batrachia!



The interparietal fissure in *Pelosaurus* (Dyas) is nearly equal to the interfrontal suture although the parietals appear to be larger than the frontals, there are pre- and postfrontals of course. The parietal

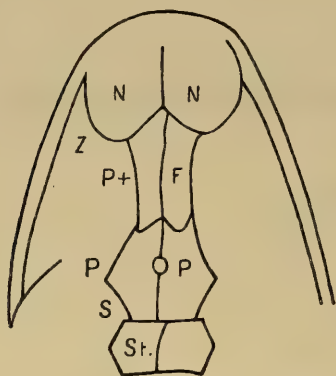


Fig. 1.  
*Pelosaurus*.

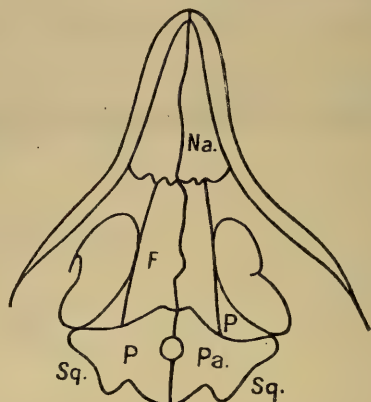


Fig. 2.  
*Procolophon trigoniceps*.

suture is larger in *Branchisaurus* (Dyas). The interparietal suture in *Archegosaurus decheni* (Dyas Prussia) is half the length of the frontals in the middle line, but there are post Squamosals.

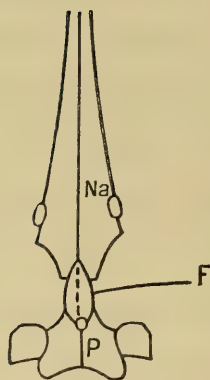


Fig. 3.  
*Ichthyosaurus*.

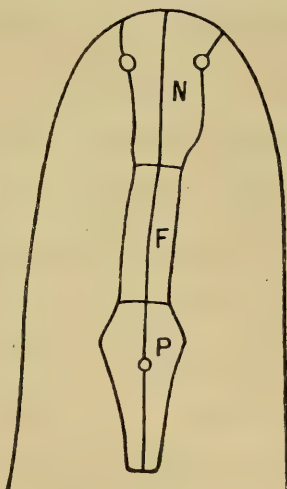


Fig. 4.  
*Palaeohatteria*.

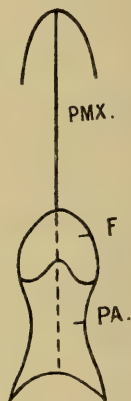


Fig. 5.  
*Plesiosaurus*.

*Anomodontia*. In *Procolophon trigoniceps* the interparietal suture appears to be one third smaller than the interfrontal. *Gordonia Traquairi* shows a long parietal as well as an interparietal bone.

Ichthyosaurus has parietals larger than the proper frontals. The nasals, it will be remembered, are very long.

Palaeohatteria shows an interparietal fissure nearly equal to the antero — posterior diameter of the frontals in the middle line. The Nasals are broad.

Plesiosaurus has parietals that are longer than the frontals; there are however pre- and post-frontals, and post-orbitals.

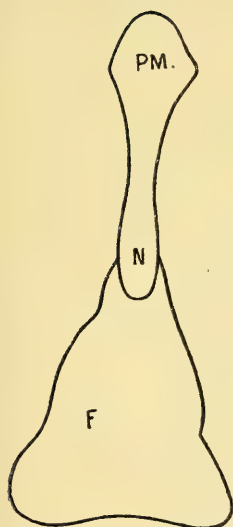


Fig. 6.  
Platecarpus.

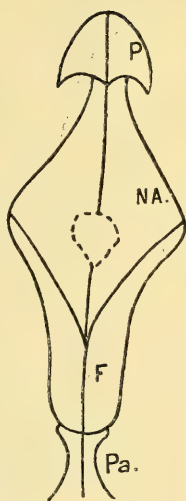


Fig. 7.  
Anchisaurus Colurus.

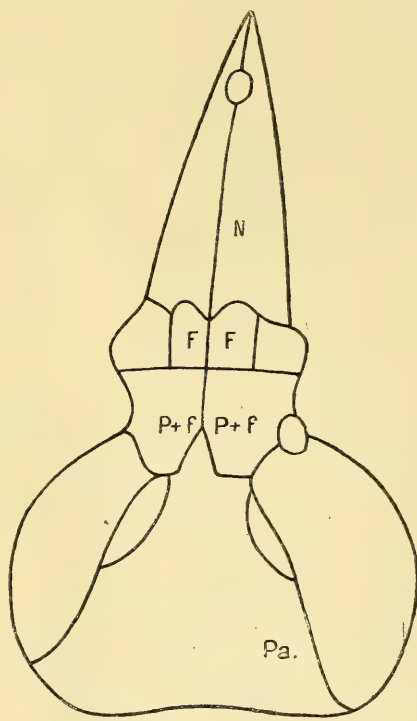


Fig. 8.  
Triceratops.

Platecarpus (Cretaceous) has a large broad frontal but a small parietal, the narrow conjoined nasals lead forward to wider premaxillae. (S. Woodward after Merriam.)

Anchisaurus Colurus (Dinosaur; Trias) has broad frontals, and parietals that are narrow superiorly, also broad nasals.

Triceratops serratus presents an interesting extension of what are considered post-frontal bones.

The frontals are smaller. The parietals large. The pineal foramen is situated, apparently, between the parietal and frontal, and although this opening is in the parietal bone, its position is plainly suggestive of the fact that the parietal bones bear interesting relations to the brain organs immediately behind the Epiphysis.

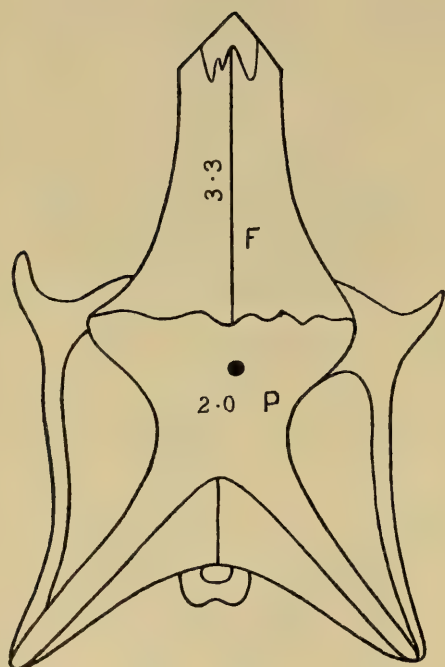


Fig. 9.  
Nilelizard.

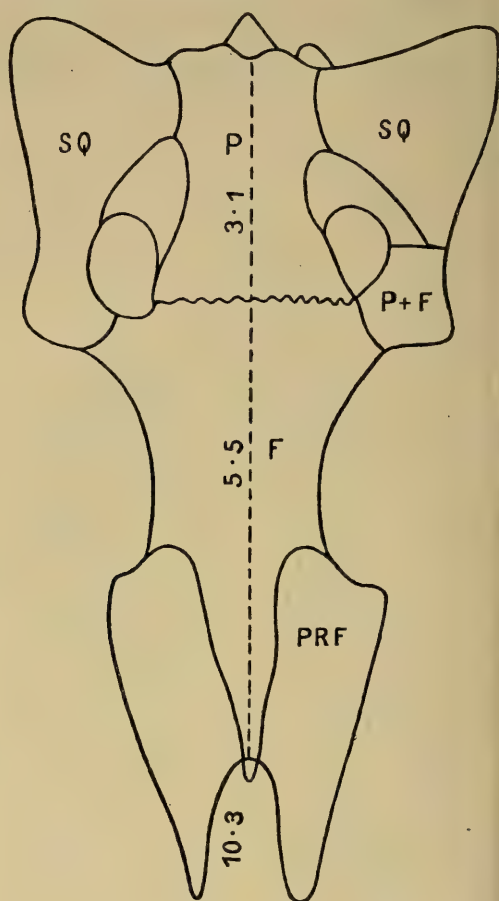


Fig. 10.  
Alligator.

Belodon. Frontals seem large compared with parietals and in Pelagosaurus the latter are small and fused as are the two frontals also.

In *Notosuchus terrestris* (Cret.) the parietals are narrow and fused.

Frontals broad and fused. Antero-posterior diameters of these united bones equal.

In *Galesaurus planiceps* the antero-posterior diameter of the frontal is two thirds that of the parietals. A prefrontal is figured by Zittel.

*Placodus gigas* (Muschelkalk) has the antero-posterior diameters of the frontal and parietal bones equal (Zittel).

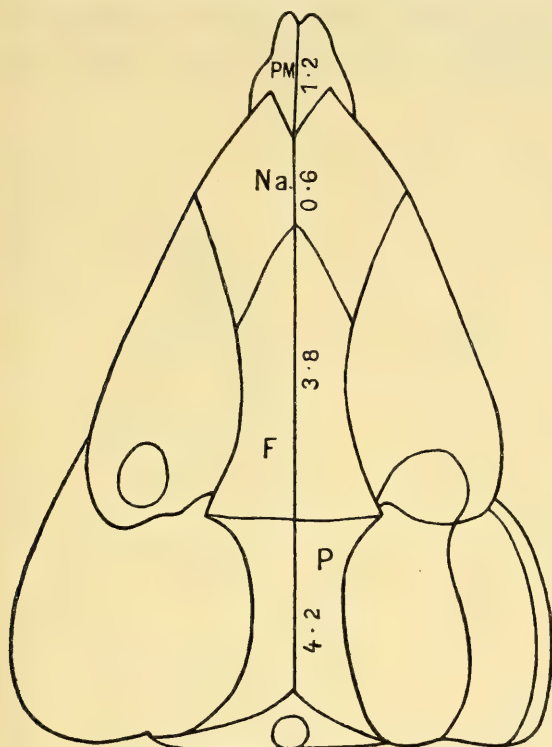


Fig. 11.  
*Hatteria punctata*.

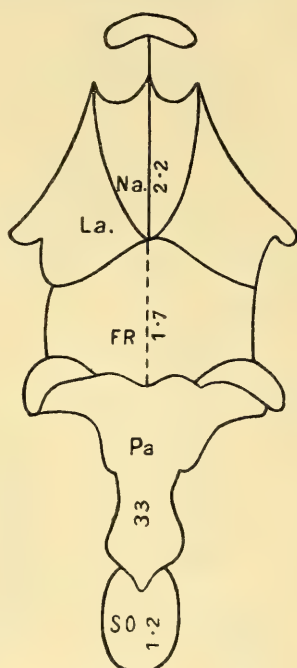


Fig. 12.  
*Boa*.

			Parietal	Frontal
A large Nilelizard	has	2,0 cm	3,0 cm	
" "	Alligator	" 3,1 "	5,0 "	
" "	Turtle	" 4,0 "	1,5 "	
" "	Hatteria	" 4,2 "	3,8 "	
" "	Boa	" 3,3 "	1,7 "	
		Ant. Par. lat.	Frontal	
A large Struthio	has	1,2 × 2,5 cm	3,0 cm	
" "	Owl	" 0,6 × 1,0 "	2,5 × 1 "	
" "	Gallus	" 0,8 "	2,8 "	



The breadth of the parietal exceeds the antero-posterior diameter in these birds. The interparietal suture does not reach the full length of the Cerebral Cavity in the ostrich (*Struthio*). The parietal bone is thickish externally and posteriorly. The bone is much thinner anteriorly, the frontal takes a great part in roofing of the Cranial Cavity.

The transverse diameter of the parietal bones in *Gallus* (var) is one third greater than antero-post diameter, which is one fourth

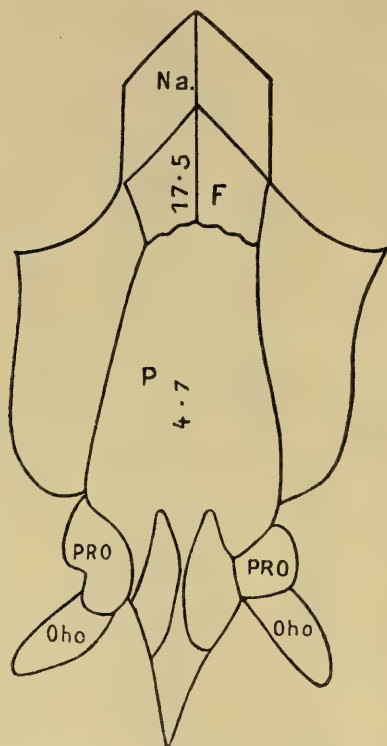


Fig. 13.  
Turtle.

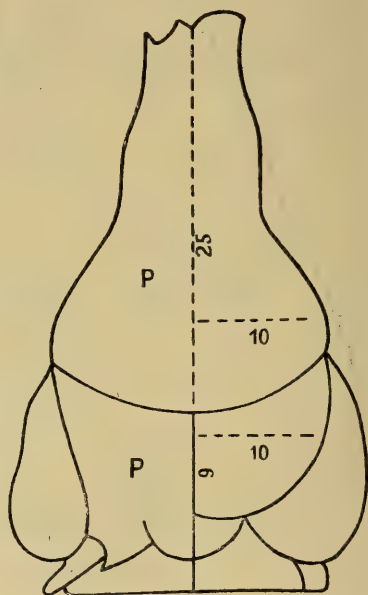


Fig. 14.  
Owl.

the length of the interfrontal suture. The parietal bones are thick externally, and become thin near the middle line at 2 mm distance. They are thickest at the postero-lateral part. They are somewhat thinner in front of this, along the outer border. The parietals in relation to the Cranial Cavity are larger in the owl and they are thin. The parietals in parrot are also thin. The question arises whether the thickening is due to comparative retrocession of the brain

in the first named birds or to the more forcible operations engaged on by the beaks of the rasores (v. Cursores). The interparietal should be regarded apparently as an occipital segment (Meckel). Indeed, at an early age, it is frequently joined to the hind-head bone. .

The inflated brain in some of the mammalian orders causes so much extension of the parietal, and frontal bones, that it is difficult or impossible to estimate the value of the nervous system beneath in

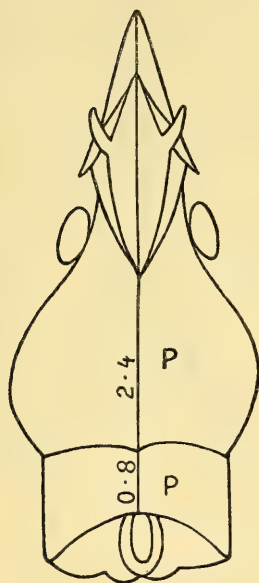


Fig. 15.  
Gallus (Var.)

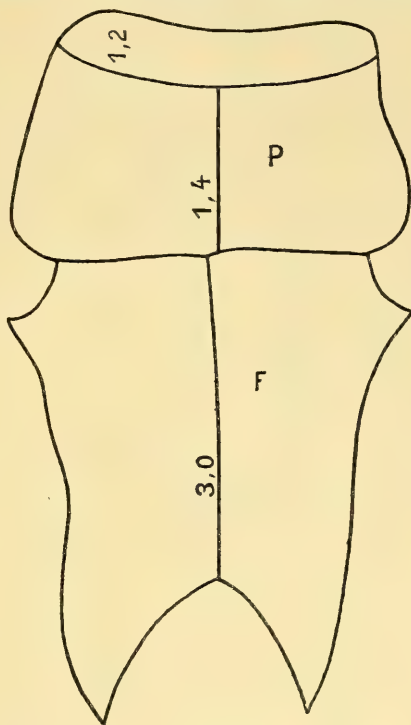


Fig. 16.  
Struthio.

producing the increased size as compared with the influence of muscular activity and the impulses conveyed from without through the sutural surfaces. The parietal is in contact with the occipital bone and must be influenced by vertebral impulses, and along the maxillae, jugals, temporals, and sphenoids, impulses travel that affect the nutrition of the frontals and parietals. This bone seems a more accurate index of brain inflation in the higher groups, where it becomes not only large and square but arched. Whatever is the origin of this

segment originally it has a very important relationship to the perhaps most important nerve centres of the adult Homo. If however we compare the skull of the beaver (*Castor*) with that of *Capybara*, the heavy skulled South American rodent has a parietal much shorter

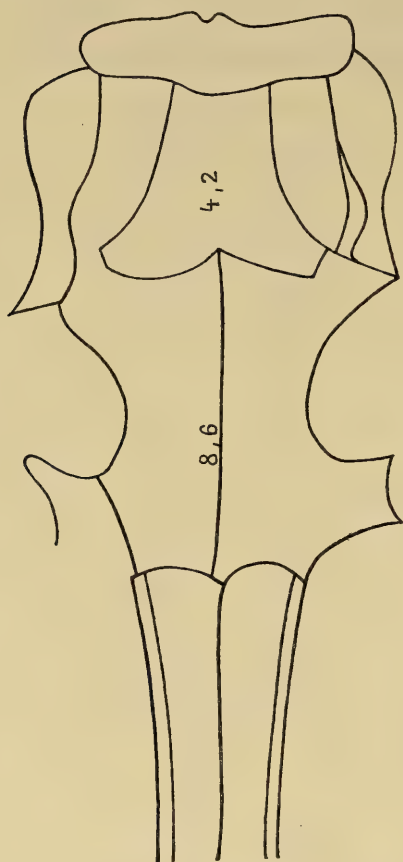


Fig. 17.  
*Capybara*.

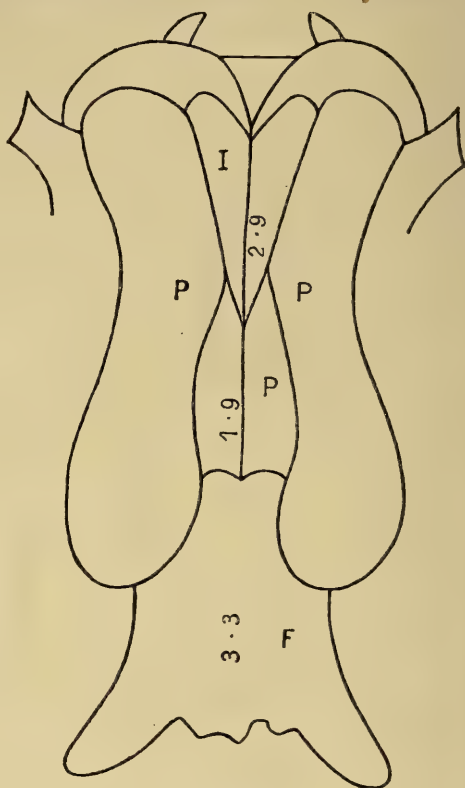


Fig. 18.  
*Castor fiber*.

than the frontal, whilst in the beaver, at the sides, it is enormously longer, but in the frontal the greatest breadth in the beaver is in the middle line, there is also a large inter parietal. The length of brain cavity in *Capybara* is 9,5 cm. The following represents the series of mammals measured.

	P.	F.	N.
Halichaerus	3,3 cm	5,4 cm	5,0 cm
Cystophora	2,3 „	3,5 „	3,0 „
Helarctos (Juv.)	3,3 „	5,5 „	2,7 „
Helarctos (Mid.)	5,0 „	7,8 „	3,8 „

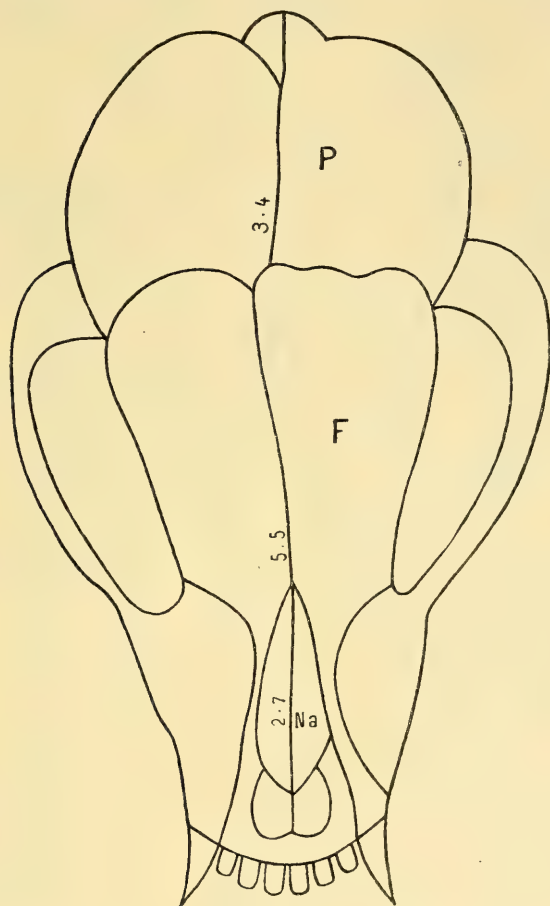


Fig. 19.  
Helarctos (Juv.).

	P.	F.	N.
U. Polaris	2,4 cm	2,4 cm	2,7 cm
Felis Concolor	2,5 „	3,3 „	
Leo	10,0 „	8,8 „	
Tigris	5,7 „	7,8 „	6,0 „



	P.	F.	N.
Felis Cattus	3,0 cm	3,0 cm	3,0 cm
Panther	7,2 "	6,4 "	4,5 "
St. Bernard Dog	2,2 "	2,6 "	3,6 "
C. Azarae	3,2 "	4,3 "	5,0 "
Sheep Dog	4,5 "	5,3 "	5,5 "

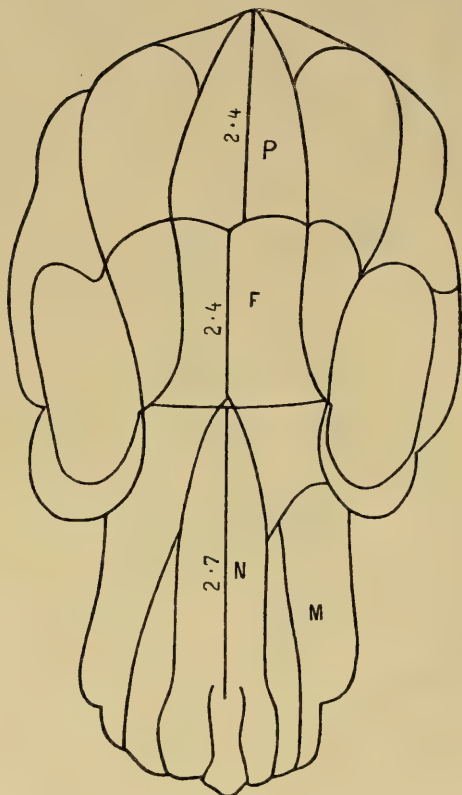


Fig. 20.  
Ursus polaris.

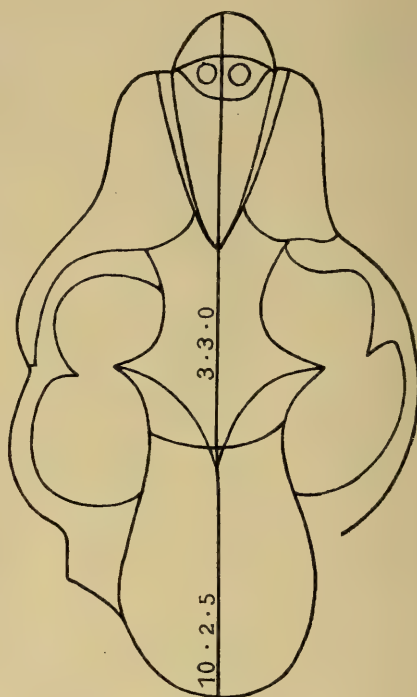


Fig. 21.  
Felis concolor.

	P.	F.	N.
Irish Dog	3,1 cm	3,8 cm	4,1 cm
Lupus	5,5 "	7,0 "	7,5 "
		9,0 " (lat.)	
Vulpes	2,8 "	4,2 "	4,6 "
Ursus arctos	6,2 "	7,5 "	6,0 "
		9,7 " (lat.)	

Phalangista gives an mesial frontal measurement of 2,5 cm and an mesial parietal 2,2 cm.

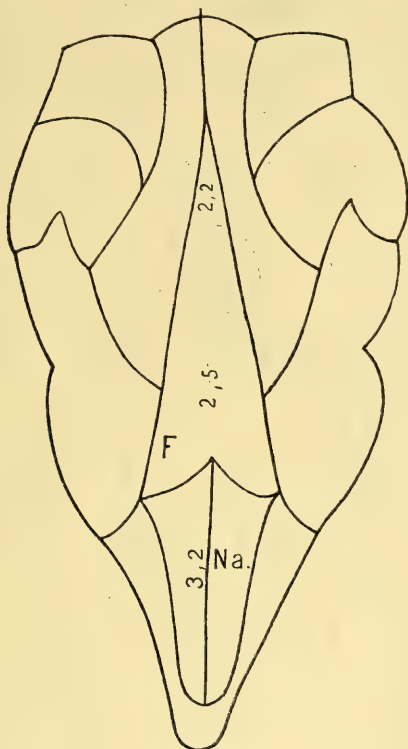


Fig. 22.  
Phalangista.

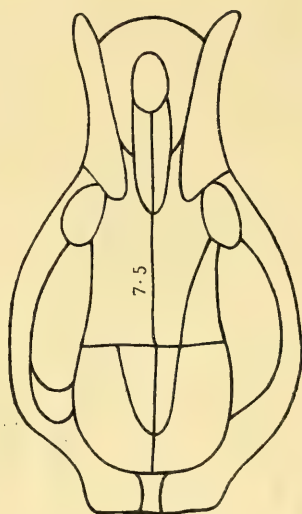


Fig. 23.  
Ursus arctos.

	P.	F.	N.
Bradypus	3,0 cm	3,6 cm	1,3 cm
Lemur.	3,5 "	4,1 "	3,0 "
Pteropus	2,2 "	2,2 "	2,0 "
Galago	2,1 "	2,4 "	1,5 "
	2,6 " (lat.)	1,8 " (lat.)	
Centetes	1,0 "	2,5 "	2,8 "
	2,2 " (lat.)	2,5 " (lat.)	
Erinaceus	1,3 "	1,8 "	1,5 "
	2,2 " (lat.)		
Mycetes	2,9 "	4,9 "	2,7 "
	5,0 " (lat.)	5,5 " (lat.)	

	P.	F.	N.
Cebus	3,4 cm	5,7 cm	1,5 cm
Mycetes (young)	4,6 "	5,2 "	1,7 "
	5,7 "(lat.)		
Green Monkey	3,5 "	4,0 "	1,2 "
Troglodytes (young)	6,5 "	6,5 "	2,3 "

(P. = Parietal. F. = Frontal. N. = Nasal.)

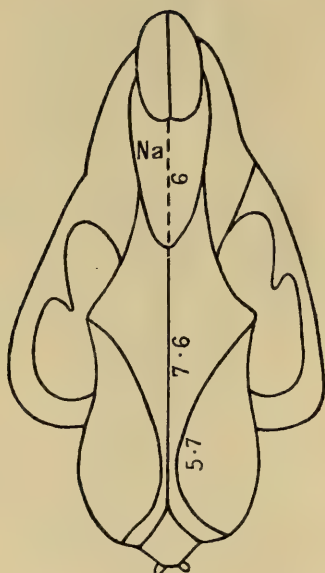


Fig. 24.  
Felis tigris.

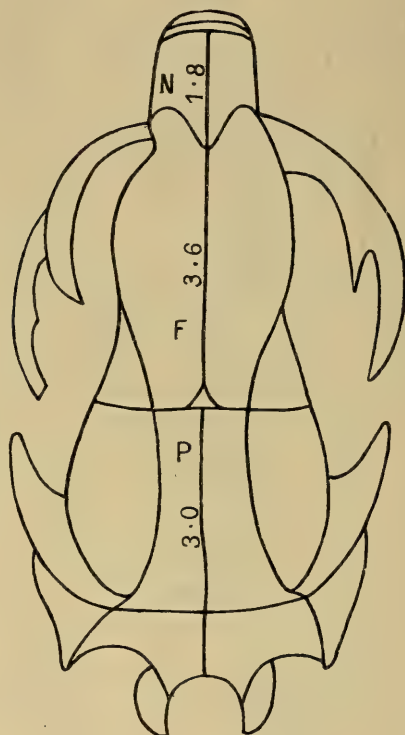


Fig. 25.  
Bradypus.

The types selected show some of the most interesting variations and great lateral extensions in some become of interest when compared with the mesial antero-posterior diameter. The frontal comes first into operation in affording resistance to impulses given to the maxillae, and the temporal experiences the impulse of the mandibles. The jugals,

sphenoids, and lachrymals being intermediaries in certain directions. It will be seen that even in the same genus considerable variations may occur. The relative proportions may be maintained by alteration of the forces whatever these may be, so that a growth forward of the parietals in the middle line may bring the interparietal fissure up to

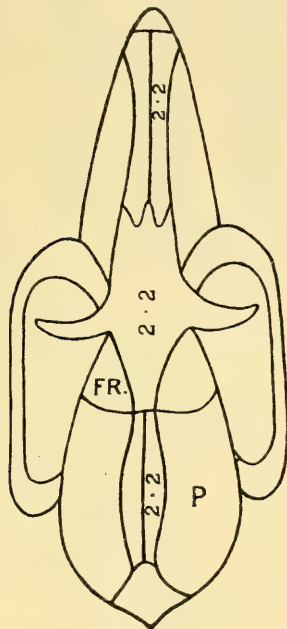


Fig 26.

*Pteropus Edwardsi*.

the length of the interfrontal fissure, or shortening may take place in the frontal so that the same proportion may be brought about. The anterior inferior angles may be studied as they advance or recede relatively to the neighbouring bones.

The following table II gives a collected list of some rodents and Ungulates.



	Nasal	Length of skull	Fr.	Par.	Parbreadth		Height of skull not	Length of cranial
	cm	cm	cm	cm	Ant.	Post.	mandible	cavity
Capybara	—	25,0	8,0	4,3	6,5	5,0	6,0	8,5
Beaver (Castor)	—	12,5	3,5	4,5+6	2,0	2,5	5,5	6,6
			2,5 (lat.)	I. P. (lat.)				
M. Rattus	—	5,0	1,9	0,8,0,5	1,2	1,3	1,3	2,4
				I. P.				
Rabbit (Cuniculus)	3,3	8,5	3,0	1,8,0,8	1,4	1,1	3,5	4,3
Hare (Lepus timidus)	2,0	8,0	3,1	2,0	1,5	1,2	3,3	4,2
Cephalelaphus	5,5	14,5	6,0	2,0	4,5	9,0	—	7,0
Acronotus	18,0	39,0	22,0	3,5	2,0	4,0	—	—
Equus	13,0		7,0	13+2,5	5,0	5,5-4	10,0	17,0
Antilope	—	18,0	5,4	4,5	4,1	1,5	—	8,5
Bos juv.	15,5	40,0	19,0	3,5	6,0	5,5	—	12,5
Ovis	9,0	25,5	8,5	3,5	5,0	3,0	—	9,2
Ovis II	8,5	23,5	9,5	4,0	2,5	—	—	9,5
Cervus	6,0	19,0	6,4	3,0	2,5	7,5	—	9,0

lat. = lateral diameter; I. P. = Inter Parietal; Ant. = Anterior; Post. = Posterior.



Fig. 27.  
River Dolphin.

The River Dolphin has parietals that approach those of Proboscidea.

The frontal in advancing backwards in the middle line may lead to complete obliteration of the interparietal suture. Owen gives the case of a Cebus in which the frontal touched the occipital and separated the parietals. The same observer met also with a gibbon (Hylobates) in which the same variety occurred. The growth of the maxillae and occipitals causes the well known quaintness in the skulls of cetaceans. The frontals thus become largely hidden and the parietals shrink. The latter bones have a forward extension at the anterior inferior angle in several groups whilst in others the parietals do not reach the sphenoids owing to the alae being less developed or to the

Temporal shutting out the parietals. The parietals in the capybara beaver, tapir and elephant and several others do not touch the

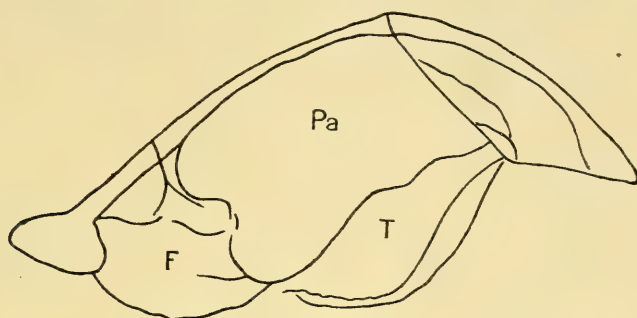


Fig. 28.  
Elephas (Juv.).

sphenoidal alae, whilst in a very large number of genera these bones do touch.

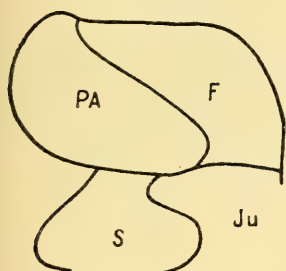


Fig. 29.  
Cebus capucinus.

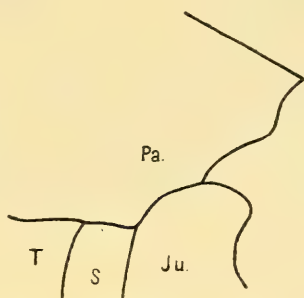


Fig. 30.  
Callithrix.

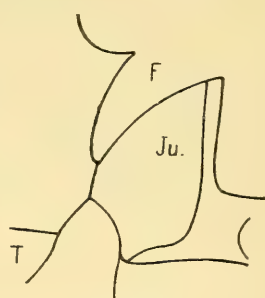


Fig. 31.  
Monkey (S. America).

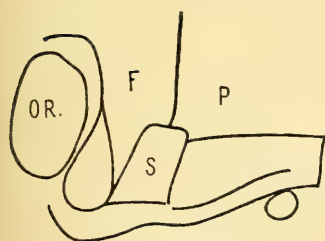


Fig. 32.  
Mycetes.

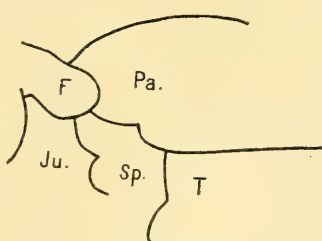


Fig. 33.  
Reuwwowler.

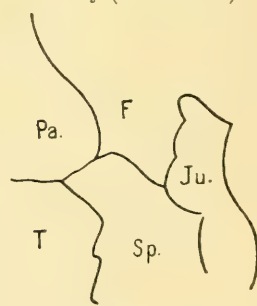


Fig. 34.  
Cercopithecus.

The parietal in the Quadrumana presents some interesting varieties. The sphenoid is shut off from the parietals in Homo (sometimes), in Orang (Satyrus) occasionally, Gorilla generally (there is sometimes a

point of contact between the anterior inferior angle of the parietal and the sphenoid). One finds this separation in *Hylobates Mülleri*, *Semnopithecus obscurus*, in some skulls of *Semnopithecus entellus* and *Macacus Cynomolgus* also in *Macacus rhesus* and *Cynocephalus* for-

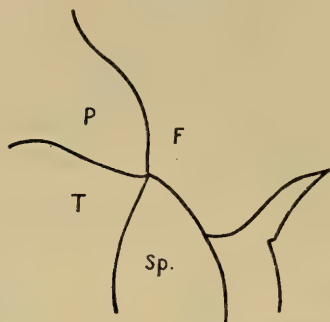


Fig. 35.  
*Macacus nemestrinus*.

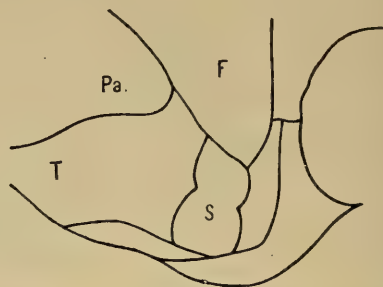


Fig. 36.  
*Macacus Rhesus*.

micarius. Owen mentions the case of a Boschman where the usually parieto-sphenoidal articulation did not exist and cites another example, but the variety is well known to human anatomists. Owen figures a Chimpanzee without a parietal-sphenoid-suture. Flower thought

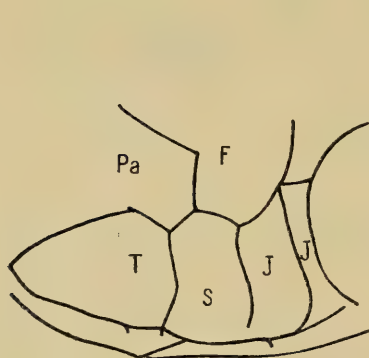


Fig. 37.  
*Macacus Rhesus*.

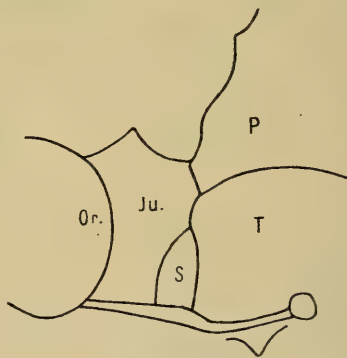


Fig. 38.  
*Hylobates (Müller)*.

that the separation of the parietal from the sphenoid was almost always the case in Primates (*Quadrumana*). The rule holds for *Cynocephalus anubis*, *Cynocephalus Sphinx* and *Cynocephalus Niger* all of which have their parietals separated from the Alae of the Sphenoids. The alisphenoids (Cartilaginous parts) as we know, lie

between the exit of the optics and tergeminal nerves, or they may partially or entirely enclose the latter (Parker).

The parietal touches the sphenoid in *Cystophora*, *Hyaena*, *Ursus polaris*, *Hyrax*, *Dugong*, *Kangaroo*, *Lemur*, *Canis*, *Felis*, *Prosimia*, *Galago*, *Loris gracilis* (by a point), *Nycticebus*, *Lepidolemur*, *Propithecus*, *Indris*, *Chiromys*, *Hapale*, *Pithecia*, *Lagothrix*, *Cebus*, *Mycetes*, *Cercopithecus* (sometimes), *Macacus rhesus* (some), *Semnopithecus entellus* (some), *Orang* (mostly acc. to Flower), *Gorilla* and *Troglodytes* sometimes, *Hylobates hainanus*. The parietal usually articulates with the sphenoid in *Homo* and the suture is sometimes long (2—3 cm long). A *cercopithecus* is figured by Owen, which has a Parieto-sphenoidal suture on the left side but not on the right.

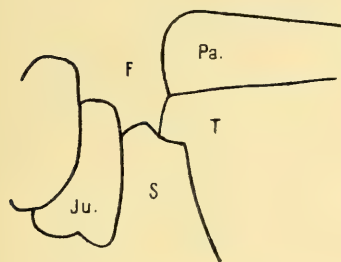


Fig. 39.  
*Simia Satyrus*.

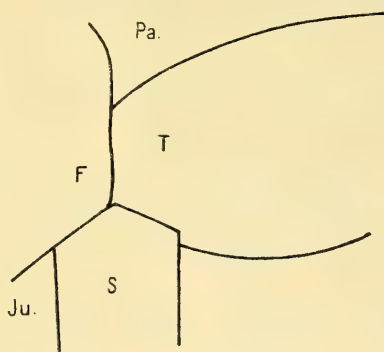


Fig. 40.  
*Gorilla* (Manchester).

*Loris gracilis*, *semnopithecus leucoprymnus* *Gorilla* (?) and *Homo* have sometimes a very much reduced parieto-sphenoidal fissure.

The influence of confinement and climate, as well as food, may tend to produce wormian bones and these may unite to one of the bones abutting on the fontanelles thus giving rise to seeming natural varieties. Some varieties must be studied in the light of other facts such as wormian bones being found elsewhere in the same skull. It may also be stated that collectors have found considerable variations in the same species.

An interesting variety occurs also in some American Monkeys and in *Hylobates Mülleri*. Namely an articulation between the parietal and jugal.



The parietal touches the jugal in *Hylobates Mülleri* and separates the frontal from the portion of the sphenoid that lies in the outer wall of the skull. The temporal also touches the jugal in this animal so that the sphenoid is separated from the parietal. The parietal touches the sphenoid in *cebus* and also the jugal. *Callithrix* has the same arrangements and the marmosets follow the same rule. In *Chrysothrix*, however, the parietals articulate with the jugals but are separated from the sphenoids by the forward extension of the temporals. In the *Lemur*, *Tarsius Spectrum*, the same arrangement is very nearly accomplished also.

I may be permitted to mention here the proportion of the diameters in the parietal bones of a chick in early life. In a chick 13 days in-

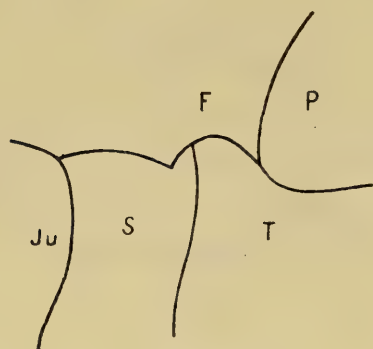


Fig. 41.  
Arab.



Fig. 42.  
Esquimaux.

cubated the frontal measured 13 mm in the antero-posterior diameter by 5 mm at the base and the parietal 3 mm along the antero-posterior diameter internally by 5 mm transverse the squamosal 4 mm antero-post by 3 mm side to side.

The parietal bones are scales set in membrane.

In a chick somewhat younger.

Frontals 11 mm long pointed at both ends.

Parietals 3 mm long by 5 mm broad.

In a full time chick.

Frontal 20 mm antero-posterior and 11 mm at base.

Parietal 5 mm antero-posterior and 8 mm broad.

Squamosals 8 mm from front to back and 5 mm from above down.

The *Cynomolgus* mentioned above and some other monkeys had wormian bones. In one human skull which had a temporo-frontal suture 20 mm long and a sphenoidal alar-frontal suture 11 mm long Wormian bones were found in the lambdoidal suture.

It is probable that the forward and downward extension of the parietal is due to greater formative activity in that bone developing tissue and that this is brought about by internal conditions or by the condition of the skin tissues without. This would in itself tend to produce an articulation further forward in case the formative activity of the anterior bones were diminished. On the other hand the development of the alisphenoid may be arrested by the pressure of other bones or teeth not to speak of the actual absorption of the bone. Thus two bones may be separated so far as to give place for the advance of other bones into the interval.

It would seem, therefore, that the size and shape of the parietals depends on:

- a) The nature and vascularity of the nervous parts beneath.
- b) The vascularity and structure of the superficial tissues.
- c) The relative activity of the formative tissue along the margins of adjacent bones.
- d) This includes the greater or less tendency in adjacent bones to advance.
- e) The impulses that are conveyed to the bones from without.
- f) The extension of certain muscular attachments.
- g) The effect of artificial feeding which may alter the formative processes in each case.
- h) Actual disease.

The writer has to acknowledge his indebtedness to the works of Zittel, Woodward, Huxley, Owen, Parker, and the ever fresh Meckel, Forbes, records have been consulted.

The Museums of Dublin, Glasgow, Liverpool, Manchester and Galway have furnished specimens from which most of the outline drawings have been made. These sketches explain themselves.

Fig. 43.  
Skull Chimpanzee.

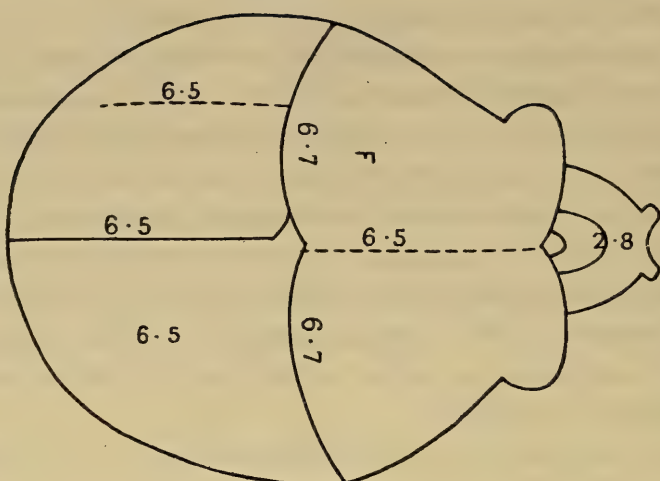
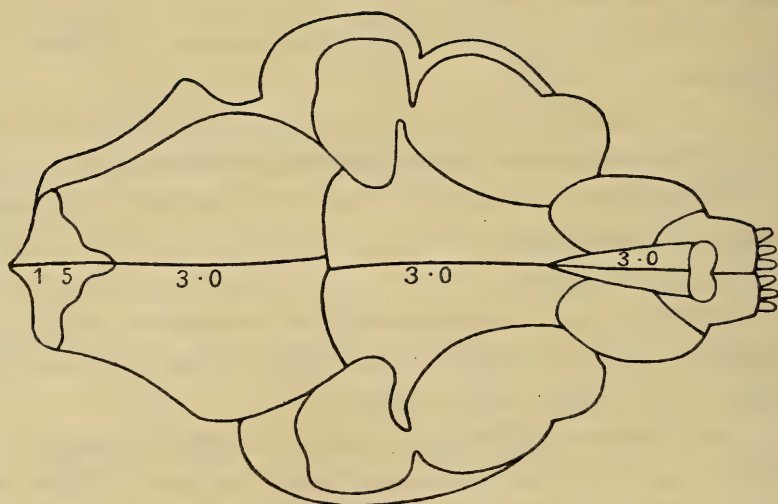


Fig. 44.  
*Felis catus*.



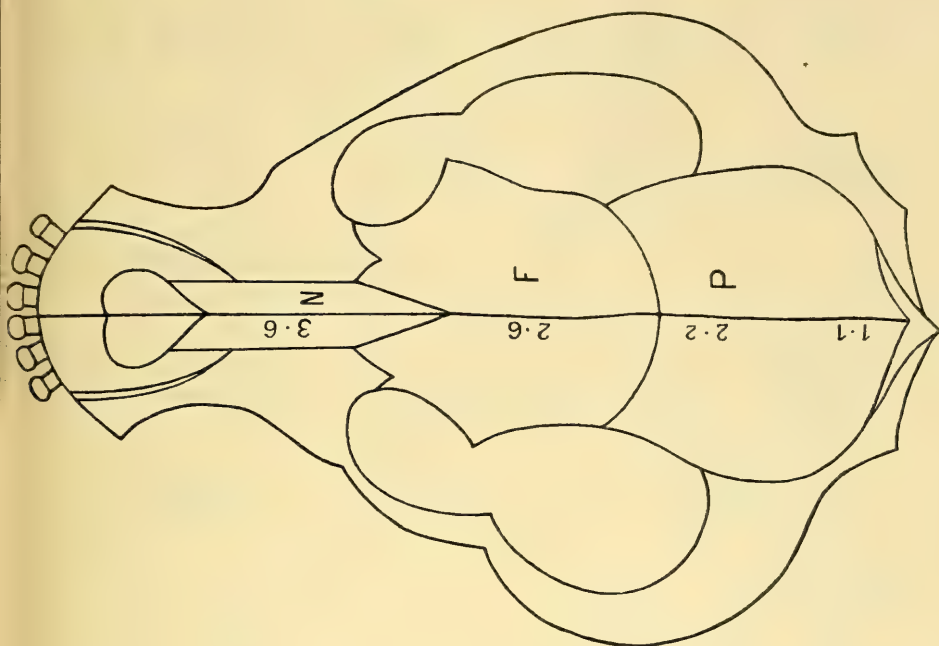


Fig. 45.  
St. Bernard Dog.

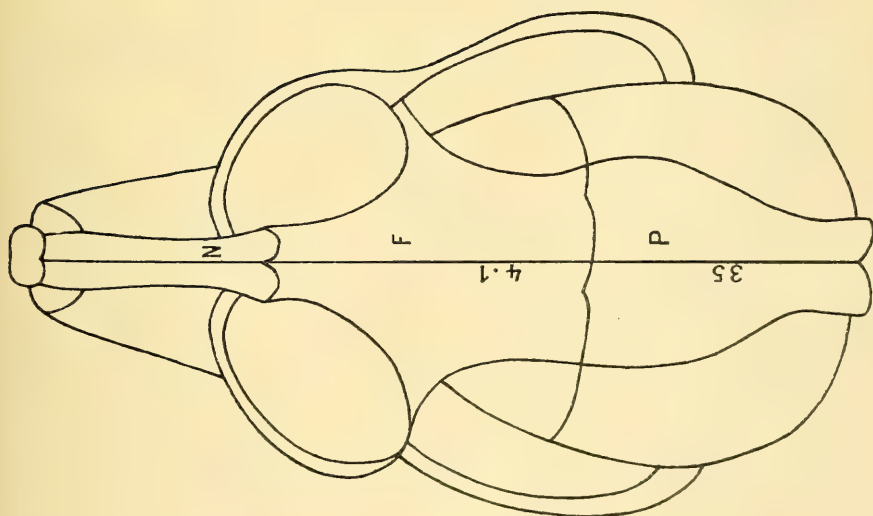


Fig. 45.  
Lemur.



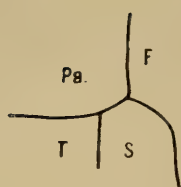


Fig. 47.  
Prosimia  
Melanocephalus.



Fig. 48.  
Prosimia  
nigrifrons.

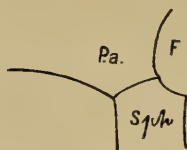


Fig. 49.  
Propithecus  
Edwardsi.

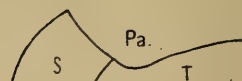


Fig. 50.  
Nycticebus Edwardsi.

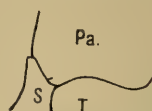


Fig. 51.  
Lepidolemur microdon.

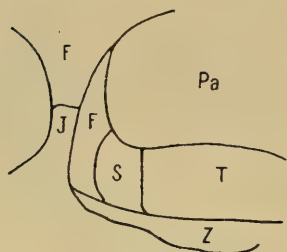


Fig. 52.  
Indris brevicandatus.

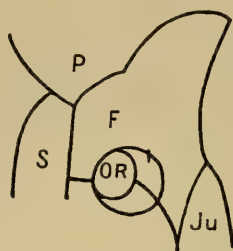


Fig. 53.  
Propithecus homomelas.

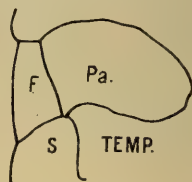


Fig. 54.  
Loris gracilis.

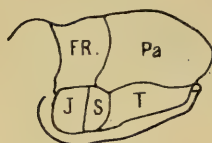


Fig. 55.  
Tarsius spectrum.

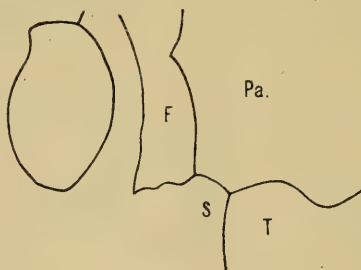


Fig. 58.  
Cheiromys.

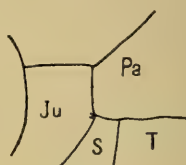


Fig. 56.  
Hapale iacchus.



Fig. 57.  
Hapale iacchus.

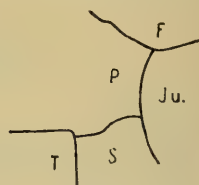


Fig. 59.  
Cebus.

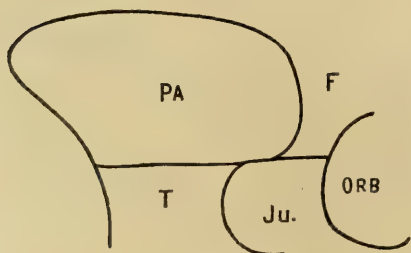


Fig. 60.  
Chrysothrix sciurea.

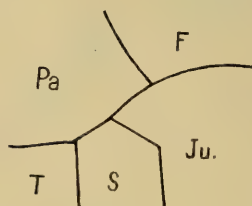


Fig. 61.  
Cebus.

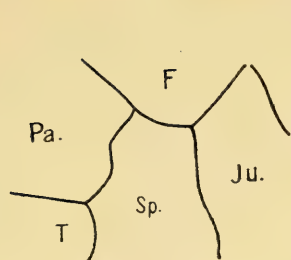


Fig. 62.  
Mycetes.

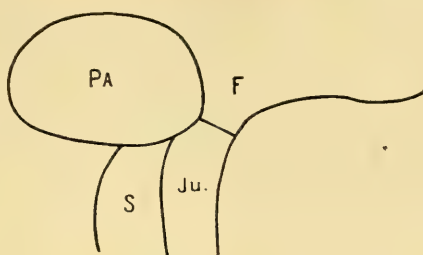


Fig. 63.  
Lagothrix Humboldtii.

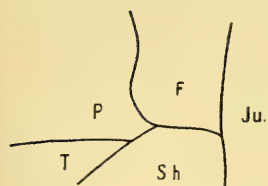


Fig. 64.  
Mycetes.

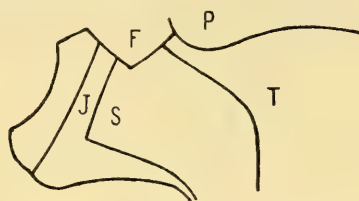


Fig. 65.  
Cynocephalus anubis.

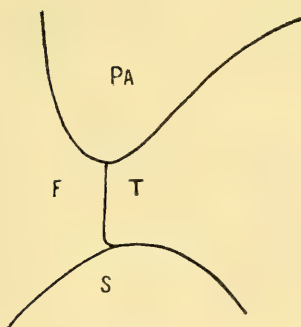


Fig. 66.  
Cynocephalus niger.

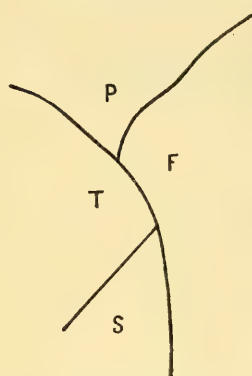


Fig. 67.  
Cynocephalus sphinx.

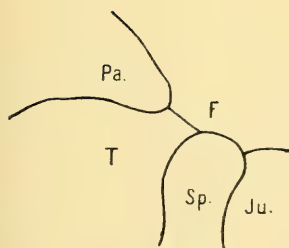


Fig. 68.  
Macacus cynomolgus.

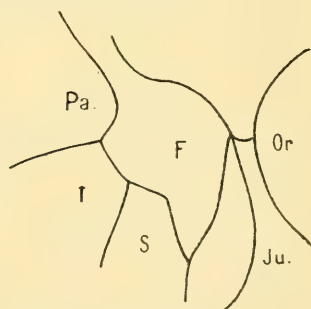


Fig. 69.  
Macacus cynomolgus.

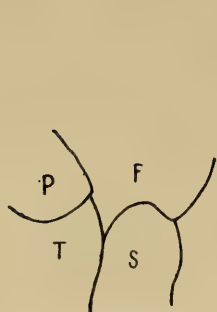


Fig. 70.  
*Macacus nemestrinus*.

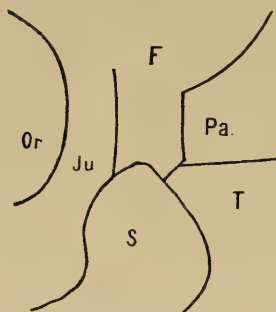


Fig. 71.  
*Macacus* Sp.

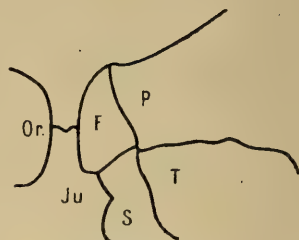


Fig. 72.  
*Semnopithecus leucopymnus*.

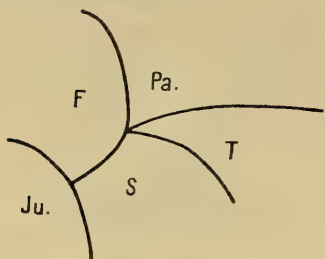


Fig. 73.  
*Semnopithecus obscurus*.

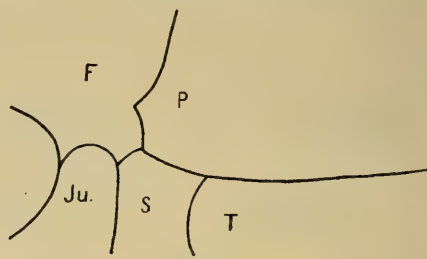


Fig. 74.  
*Semnopithecus entellus*.

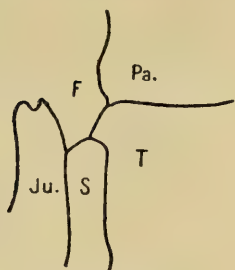


Fig. 75.  
*Semnopithecus obscurus*.

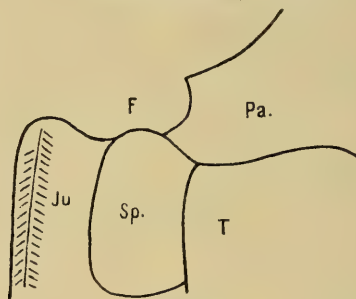


Fig. 76.  
*Semnopithecus* (Sp.).

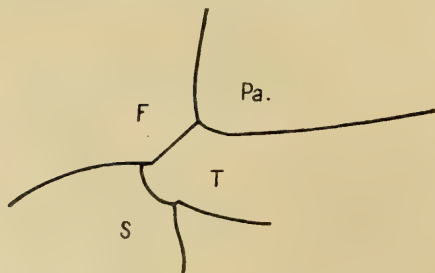


Fig. 77.  
*Semnopithecus maurus*.

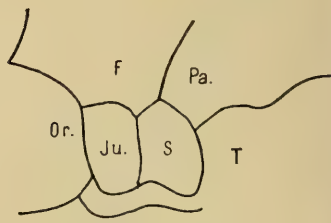


Fig. 78.  
*Hylobates hainanus*.

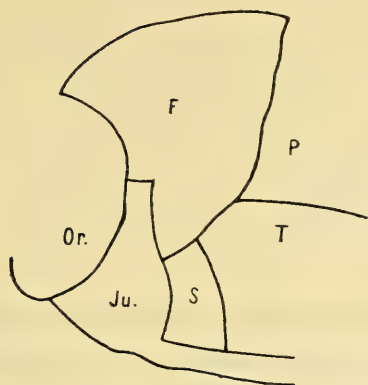


Fig. 79.  
Chimpanzee.

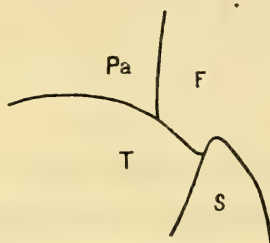


Fig. 80.  
Gorilla (Liverpool).

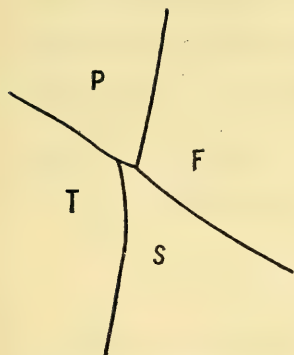


Fig. 81.  
Gorilla.

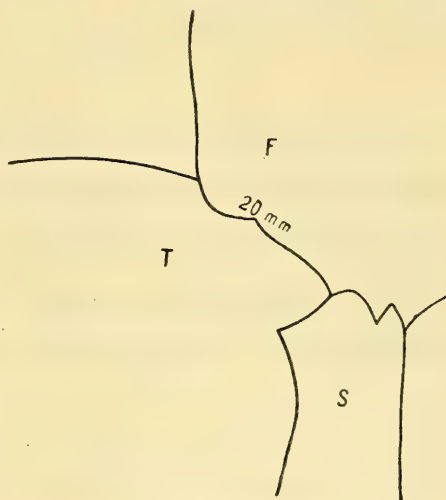


Fig. 82.  
Homo (R. C. S. Dublin).

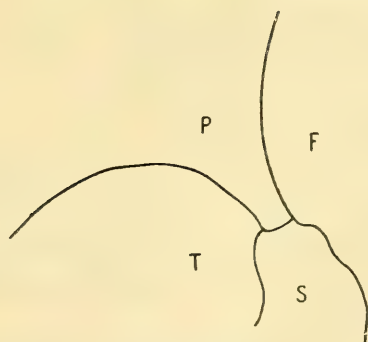


Fig. 83.  
Australian (Aborigin).



# Ueber den Kern der Thrombocyten und über einige Methoden zur Einführung in das Studium der Säugetier-Thrombocyten.

Von

Fr. Kopsch.

---

Der erste Teil dieser Mitteilung handelt von den Beweisen, welche für die Kernnatur des Innenkörpers der Thrombocyten nach dem zeitigen Stand der Mikrotechnik beigebracht werden können. Der zweite Teil enthält eine Anzahl von Untersuchungsmethoden in systematischer Anordnung. Ihre Zusammenstellung erschien mir nützlich, um anderen das Eindringen in die „Blutplättchenfrage“ zu erleichtern.

---

## I. Der Kern der Thrombocyten.

Der Beweis für die Kernnatur eines Zellinhaltskörpers kann zur Zeit nicht geführt werden durch Anwendung eines besonderen Reagens, sondern kann nur gewonnen werden durch den Nachweis einer grösseren oder geringeren Zahl von Eigenschaften, welche den meisten Kernen zukommen [1].

Solche Eigenschaften sind:

1. Morphologisches Verhalten (Besitz von Kernmembran, Kerngerüst, Kernkörperchen).
2. Chemische Zusammensetzung (Vorhandensein von Nuclein, Paranuclein, Plastin, sowie deren Reaktion gegen Säuren, Alkalien, Farbstoffe, Fermente).
3. Teilung unter charakteristischen Eigenschaften.

Die morphologischen Charaktere brauchen nicht sämtlich vorhanden zu sein. Abgesehen davon, dass dem Nachweis einzelner Kernbestandteile oft grosse Schwierigkeiten entgegenstehen, sei daran erinnert, dass es Kerne ohne Kernmembran und ohne Kernkörperchen gibt [2].

Einwandsfreie mikrochemische Reaktionen auf bestimmte chemische Substanzen des Kerns gibt es nur zwei: a) Färbung des Nucleins durch Methylgrün; b) Unlöslichkeit des Nucleins in Pepsin-Salzsäure. Alle anderen Methoden, vor allem die gewöhnlichen Färbungen sowie das Verhalten gegen Säuren bezw. Alkalien erlauben nur Analogieschlüsse aus dem gleichen Verhalten anderer unzweifelhafter Kerne.

Die Teilung unter charakteristischen Erscheinungen könnte demgegenüber als einfachster und leichtester Beweis gelten, sobald es nur gelingt, geeigneter Stadien habhaft zu werden.

Für die Thrombocyten der Säugetiere ist letzteres bisher noch nicht mit genügender Sicherheit nachgewiesen worden. Es liegen zwar einige Beobachtungen in der Literatur vor, doch sind sie meines Erachtens noch nicht einwandfrei genug, um hier herangezogen zu werden [3].

Dagegen ergibt die morphologische und mikrochemische Untersuchung des Thrombocytenkerns ein netzförmiges Gerüst, bestehend aus Platin und eingelagerten Chromatinkügelchen, wodurch bewiesen ist, dass *die Thrombocyten einen Kern besitzen*, wozu noch die Analogie des färberischen Verhaltens zu den Kernen der Leukocyten kommt.

---

1. Das *morphologische Verhalten* des frischen und des gefärbten Thrombocyten-Kerns des Menschenblutes ist zuerst von Deetjen [4] in zutreffender Weise geschildert worden. Er erscheint am frischen, auf Deetjens Agarlösung befindlichen Präparat als rundlicher, scharf begrenzter Fleck von grünlicher Farbe. In ihm kann ein engmaschiges, stärker lichtbrechendes Gerüst von der in den Maschen befindlichen, schwächer lichtbrechenden Substanz unterschieden werden. Das Gerüst enthält eine grössere oder geringere Menge kleiner Kügelchen, welche an der Grenze der Sichtbarkeit stehen.

An Trockenpräparaten, welche mit Ehrlich-Biondis Gemisch gefärbt sind, ist die beschriebene Struktur nicht zu sehen; bei solchen Präparaten erscheint der Kern als homogenes rundliches Gebilde.

Dagegen kommen das Kerngerüst und die in ihm befindlichen Kügelchen ausserordentlich klar zur Darstellung in Präparaten, welche mit Osmiumsäure oder Flemmings Flüssigkeit fixiert worden sind. In solchen Präparaten ist die Kernstruktur durch Eisenhämatoxylin oder andere Farbstoffe leicht darstellbar.

Eine Kernmembran ist freilich nicht nachzuweisen. Bei wenig differenzierten Präparaten (aus Eisenhämatoxylin) ist der ganze Kern ein tiefschwarzer Fleck; erst bei weiterer Differenzierung werden die Maschen des Kerngerüsts deutlich. und bei noch stärkerem Ausziehen der Farbe erscheinen die dunklen Chromatinkügelchen im gelblichen Netz.

2. *Chemische Zusammensetzung.* a) Verhalten gegen Kernfarbstoffe: Hier kommt nur das Methylgrün in Betracht, welches als sicheres Reagens auf Chromatin (Nuclein) gilt. Durch diesen Farbstoff werden die frischen Thrombocyten-Kerne blassgrün gefärbt.

Ebenso färbt das Thionin, welches nächst dem Methylgrün als Reagens auf Chromatin gilt, die Kerne in einem blassen, etwas ins Rote spielenden Ton.

b) Bei Behandlung der frischen Thrombocyten mit Pepsin-Salzsäure bleibt der Kern übrig und kann nachher gefärbt werden. Er verhält sich bei dieser Reaktion genau so, wie der Kern der Leukocyten.

3. *Teilung unter charakteristischen Erscheinungen.* Es ist wohl kaum anzunehmen, dass die fertigen, im Blut kreisenden Thrombocyten bei normalen Verhältnissen sich durch Teilung weiter vermehren. Deshalb wird man zur Erlangung dieser Stadien diejenigen Organe aufsuchen müssen, in welchen die Thrombocyten entstehen. Hier kommen alle Organe in Betracht, welche lymphoides Gewebe enthalten. In welchen aber Thrombocyten gebildet werden, ist bis jetzt noch nicht sicher bekannt. Die bis jetzt vorliegenden Untersuchungen (s. N. Czermack [3]) können noch nicht als genügend beweiskräftig angesehen werden.

---

## II. Untersuchung der Thrombocyten.

1. *Zur Beobachtung der Thrombocyten innerhalb der Gefässbahn* sind am besten geeignet das Mesenterium kleiner Säugetiere (Ratten, Meerschweinchen, Kaninchen) oder der Fledermausflügel.

Für Kurszwecke benutzt man am vorteilhaftesten kleine Stücke des grossen Netzes, welche dem soeben durch Kopfab schneiden getöteten Tiere entnommen und ohne Zusatzflüssigkeit zwischen Deckglas und Objektträger gebracht werden. Umrandung des Deckglases mit Paraffinum liquidum. Man suche ein kleines Blutgefäss oder eine Kapillare, welche nur wenige Blutkörperchen enthält. Dort sieht man schon bei 350—400facher Vergrösserung die kleinen hellen Thrombocyten bald von der Fläche, bald von der Kante, da sie die Brownsche Molekularbewegung ausführen.

2. *Beobachtung der Thrombocyten in einem gewöhnlichen frischen Blutpräparat.* Man legt bereit einen sauber geputzten Objektträger und ein sauber geputztes Deckglas sowie eine scharf zugeschliffene Nadel, sticht in die mit Alkohol gereinigte Fingerbeere ein, wischt die ersten hervorquellenden Tropfen ab und nimmt mit der Unterseite des Deckglases einen kleinen Tropfen des eben herausgequollenen Blutes ab, legt es auf den Objektträger und betrachtet sofort (ohne Zeitverlust) mit einem Trockensystem oder einer Immersionslinse diejenige Stelle, an welcher das Blut zuerst das Deckglas berührt hat. An der Unterfläche des Glases kleben einzeln oder in kleinen Gruppen die hellglänzenden Thrombocyten. Nach kurzer Zeit werden sie sternförmig, bekommen Vakuolen und werden undeutlicher. Nach wenigen Minuten (4—5) erscheinen Fibrinfäden.

Bei diesem Präparat sucht man die hellen, von roten Blutkörperchen freien Lücken des nicht zu dicken Präparates auf, denn nur an diesen Stellen sind die zarten Thrombocyten erkennbar; sobald auch nur ein Erythrocyt unterhalb des Thrombocyten liegt, wird die Beobachtung ausserordentlich schwer.

An einem frischen Blutpräparat können nun mancherlei Versuche vorgenommen werden.

a) *Wegschwimmen* der Erythrocyten und Leukocyten. Man fertigt



wie eben beschrieben ein frisches Blutpräparat an und stellt die starke Vergrößerung (möglichst schnell) auf die Unterfläche des Deckglases ein. Alsdann setzt man an den Rand des Deckglases einen Tropfen von gewöhnlichem Wasser oder Aqua dest. und saugt von der anderen Seite mit Filtrierpapier die Flüssigkeit ab. Sobald die Blutkörperchen weggeschwemmt sind, bemerkt man die an der Unterfläche des Deckglases in ungeheurer Menge haftenden Thrombocyten, welche vorher zum grössten Teile der Betrachtung entzogen waren durch die unter ihnen liegenden Erythro- und Leukocyten. Nach kurzer Zeit bildet sich in jedem Thrombocyten eine Vakuole, welche allmählich grösser wird und an deren Peripherie sich der Kern befindet.

b) Behandlung des frischen Bluttröpfens mit *Essigsäure*. Starke Lösungen von Essigsäure konservieren die Form, welche die Thrombocyten im zirkulierenden und frisch quellenden Blut haben, verdünnte Lösungen wirken wie Wasser.

c) *Kalilauge* von 33 % verändert die Gestalt wenig, verdünnte Lösungen zerstören sie sehr schnell [5].

3. *Gewinnung zahlreicher isolierter Thrombocyten nach Bürker* [6]. Man bereite vor: eine feuchte Kammer und ein Stück Paraffin, dessen eine Fläche durch Abschaben mittels eines Objektträgers oder durch Überfahren mit heissem Spatel glatt gemacht worden ist. Auf diese Fläche lässt man einen reichlich grossen Bluttröpfen fallen und bringt dann das Paraffinstück in die feuchte Kammer. Das Blut gerinnt nicht, so dass eine Trennung der verschiedenen schweren Bestandteile eintreten kann. Oben befindet sich nach einiger Zeit (20—30 Minuten) das Plasma mit den spezifisch leichten Thrombocyten, welches man mittels eines Deckglases abheben kann, um die Thrombocyten zu beobachten und verschiedenen Reaktionen zu unterwerfen.

4. *Zur Konservierung der Thrombocyten in dem Zustand, welchen sie im zirkulierenden Blut haben*, unter Erhaltung der Erythrocyten und Leukocyten können zahlreiche Flüssigkeiten dienen. Osmiumsäure  $1\frac{1}{2}$  %—2 % mit und ohne Essigsäure, Jodjodkaliumlösung, metaphosphorsaures Natron, Hayems Flüssigkeit u. a. Zur Anfertigung eines Dauerpräparates bringt man einen Tropfen der gewählten Flüssigkeit auf die Fingerkuppe und sticht durch ihn mit der Nadel in die Haut.

Der herausquellende Bluttröpfchen wird mit der Fixierungsflüssigkeit durch Umrühren mittels der Nadel gemischt, zwischen Deckglas und Objektträger gebracht und umrandet. Solche Präparate halten sich längere Zeit.

5. *Beobachtung der lebenden Thrombocyten ausserhalb der Gefässbahn nach Deetjen* [4]. Vorrätig zu halten sind eine 10 % Lösung von metaphosphorsaurem Natron, eine 1 % Lösung von Agar-Agar, welche auf je 100 ccm 0,6 g Chlornatrium enthält. Ein heizbarer Objektisch. Kurz vor dem Gebrauch wird das Agar-Agar verflüssigt. Man setzt zu 100 ccm desselben 5 ccm der Lösung des metaphosphorsauren Natrons, giesst eine geringe Menge der Mischung auf einen Objektträger und lässt sie erstarren. Schneidet nun aus dem erstarrten Aufguss eine Platte von der Grösse des Deckglases heraus, nimmt mittels des *sorgfältigst* gereinigten Deckglases einen Tropfen Blut und legt es auf die Agarplatte. Umrandung mit Paraffinum liquidum. Bei Beobachtung auf dem heizbaren Objektisch sieht man an den Thrombocyten leicht den Kern sowie das Einziehen und Aussenden der Fortsätze. Schwieriger ist es, sich von der (geringen) Ortsveränderung zu überzeugen.

Will man ein Präparat unveränderter Thrombocyten fixieren und färben, so umrandet man nicht mit Paraffinum liquidum. Nach wenigen Minuten, sobald die Thrombocyten ihre Ausläufer ausgesendet haben, lässt man einen Tropfen 1 % iger Lösung von Osmiumsäure unter das Deckglas fließen und 10 Minuten einwirken. Darauf Abspülen mit Aqua dest. und Färbung eine Stunde und länger mittels Alaun-Hämatoxylin oder auch mit Eisenhämatoxylin [7].

6. *Färbung der Thrombocyten im frischen Blutpräparat durch Methylviolett* [8]. Man lässt zu einem soeben angefertigten Blutpräparat einen Tropfen irgend einer wässrigen Methylviolettlösung fließen. Die Erythrocyten und die Leukocyten werden zum Teil weggeschwemmt oder nach einer Seite gedrängt (dies hängt von der Menge der an den Rand gesetzten Farbe ab). Die an der Unterfläche des Deckglases haftenden Thrombocyten nehmen die Farbe schnell an, erleiden aber dieselben Veränderungen wie bei Zusatz von Wasser oder verdünnter Essigsäure. Ferner färben sich die Kerne und das Protoplasma der Leukocyten sowie die *Membran der Erythrocyten*.

Solch ein Präparat kann auch als Dauerpräparat konserviert werden, doch ist es alsdann vorteilhaft, recht stark zu färben. Man verfährt folgendermassen: Nach Erreichung einer genügend starken Färbung wird das Deckglas abgehoben, in Wasser abgespült, lufttrocken gemacht, dann noch etwas über der Flamme getrocknet und auf ein Tröpfchen Canadabalsam gelegt.

Diese Methode kann zeitlich sehr verschieden gehandhabt werden, indem man die Farbe entweder sofort nach Anfertigung des Präparats oder kürzere bezw. längere Zeit nachher zusetzt. Das Aussehen der Thrombocyten ist dementsprechend verschieden, denn bei augenblicklichem Zusatz der Farbe tritt nur die Verquellung der Thrombocyten zu kugelförmigen Gebilden ein, an deren einer Seite der Kern sitzt, während bei späterem Zusatz die bei der Blutgerinnung eintretenden Veränderungen der Thrombocyten fixiert werden. Wartet man bis zur 4.—5. Minute, so erhält man wundervolle Färbungen des Fibrinnetzes.

7. *Färbung der Thrombocyten durch Tetrajodfluorescein.* Diese von Ehrlich [9] angegebene Färbung ist ausserordentlich wichtig, insofern als sie beweist, dass im Protoplasma der Thrombocyten ebenso wie in dem der Leukocyten freies Alkali enthalten ist. .

Die Farblösung wird frisch bereitet in folgender Weise. In ein Reagierröhrchen wird etwas Eosin- oder Erythrosinlösung getan und mit etwas Salzsäure versetzt. Es bildet sich sofort ein flockiger Niederschlag des in Wasser unlöslichen Tetrajodfluoresceins. Nun wird etwas Toluol oder Chloroform zugesetzt und geschüttelt. Der Niederschlag löst sich in diesen Flüssigkeiten mit hell gelblicher Farbe. Etwas von dieser Lösung wird in ein zugedecktes Schälchen getan und das nur lufttrockene (sonst nicht weiter fixierte) Präparat für einige Minuten hineingelegt. Danach Abspülen desselben in reinem Toluol oder Chloroform. Einschluss des feuchten Präparats in Canadabalsam.

In diesen Präparaten sind die Erythrocyten ungefärbt. Das Protoplasma der Thrombocyten und Leukocyten ist rot, während ihre Kerne ungefärbt sind.

8. *Färbung der Thrombocyten im gewöhnlichen Bluttrockenpräparat.* Sie gelingt mit vielen (vielleicht mit allen?) der bisher zur Färbung von Bluttrockenpräparaten empfohlenen Farbstoffen oder Farb-

gemischen. Besonderes Gewicht ist dabei nur zu legen auf die Herstellung des Trockenpräparates. Hier muss äusserste Sauberkeit und Schnelligkeit walten. Letztere ist namentlich notwendig beim Lufttrocknenwerden des Präparats. Je schneller die Lufttrocknung erfolgt, desto besser färben sich die Thrombocyten. Deshalb unterstützt man vorteilhaft die Verdunstung durch Fächeln und dadurch, dass man die mit Blut beschickten Deckgläser auf eine körperwarme Platte legt. Ferner achte man auch hier auf die Stelle des oberen Deckglases, welche die Kuppe des Blutropfens zuerst berührt hat. Hier sind die Thrombocyten am zahlreichsten.

Die Fixierung kann durch Hitze oder Alcohol abs. oder Alcohol-äther erfolgen. Von Farbstoffen habe ich mit Erfolg selber versucht: das Triacid in seinen verschiedenen Modifikationen, Eosin-Methylenblau, Hämatoxylin-Eosin.

Es ist jedoch hervorzuheben, dass bei diesen Färbungen der Thrombocytenkern meist nicht vom Protoplasma zu unterscheiden ist. Nur bei Anwendung von Methylenblau-Eosin in Gestalt des Reuterschen Farbstoffes [10] ist es mir manchmal gelungen, den Kern blau, das Protoplasma rot oder rotgelb zu erhalten.

9. *Verdauung mittels Pepsin-Salzsäure* [5b]. Man setzt zu einem schnell hergestellten frischen Blutpräparat an den linken Rand des Deckglases tropfenweise Pepsin-Salzsäure, welche besteht aus Pepsin-Glycerin (bezogen von Grübler) 100 ccm und Salzsäure 1 ccm, während am rechten Rand ein Stück Filtrierpapier den Überschuss von Flüssigkeit absaugt. Die roten Blutkörperchen und ein Teil der Leukocyten werden weggeschwemmt. Die an der Unterfläche des Deckglases haftenden Thrombocyten und Leukocyten bleiben zurück; an ihnen wird die Wirkung des künstlichen Magensafts mit Immersion beobachtet. Zunächst entsteht allmählich aus jedem Thrombocyten die schon von den früheren Methoden bekannte Hohlkugel, an deren Wand der Kern liegt. Nach einiger Zeit verschwindet die Wand der Hohlkugel, so dass nur der Kern zurückbleibt, welcher etwas gequollen ist und eine Anzahl feiner Kügelchen zeigt. Nun wäscht man die Pepsin-Salzsäure mit Wasser aus und verdrängt das Wasser mit Alcohol absolutus, welchen man 1—2 Minuten einwirken lässt. Färbt man nun



mit Methylgrün, so werden die kleinen glänzenden Kügelchen des Thrombocytenkerns grün gefärbt.

10. *Studium der Blutgerinnung* [6, 7]. Man bringt einen grossen Tropfen Blut zwischen Deckglas und Objektträger und lässt das Präparat 5, 10, 15 Minuten und länger in der feuchten Kammer. Danach wird das Deckglas abgehoben, in Wasser abgespült, mittels Alcohol abs. 10 Minuten lang oder mit 1% Osmiumsäurelösung 1 bis 2 Minuten lang fixiert und mit konz. Alaun-Hämatoxylin oder Methyl-violettlösung gefärbt.

### Literatur-Nachweis und Bemerkungen.

1. Hinsichtlich dieses Punktes siehe:

A. B. Lee und Paul Meyer, Grundzüge der mikroskopischen Technik. 2. Aufl. 1901. Berlin, R. Friedländer & Sohn. S. 325.

A. Zimmermann, Die Morphologie und Physiologie des pflanzlichen Zellkerns. Jena 1896, G. Fischer. S. 14—43.

E. Zacharias, Über Nachweis und Vorkommen von Nuclein. Berichte der deutschen Botanischen Gesellschaft. Bd. XVI. 1898. S. 185—198.

2. Oscar Hertwig, Die Zelle und die Gewebe. Jena 1893, G. Fischer. S. 31—45.  
A. Rauber, Lehrbuch der Anatomie des Menschen. Leipzig 1902, G. Thieme. 6. Aufl. Bd. I. S. 51.

3. N. Czermack, Einige Ergebnisse über die Entwicklung, Zusammensetzung und Funktion der Lymphknötchen der Darmwand. Arch. mikr. Anat. Bd. 42. S. 581—632. Tafel 34—36. Siehe S. 590, 600—616.

4. Deetjen, Untersuchungen über die Blutplättchen. Virchows Archiv. Bd. 164. 1901. S. 239—263. Taf. VII.

5. Über andere mikrochemische Reaktionen siehe die vortreffliche, leider zu wenig beachtete Arbeit von:

a) Carl Laker, Studien über die Blutscheibchen und den angeblichen Zerfall der weissen Blutkörperchen bei der Blutgerinnung. Sitzungsber. K. Akad. Wiss. Wien. Bd. 86. Abt. III. 1882. S. 173—202. 1 Tafel.

Ferner:

b) Leon Lilienfeld, Hämatologische Untersuchungen. Archiv für Anat. u. Physiol. Jahrgang 1892. Physiol. Abt. S. 115—154. Taf. V, VI.

6. K. Bürker, Blutplättchen und Blutgerinnung. Archiv f. die ges. Physiologie. Bd. 102. 1904. S. 36—94. Siehe S. 41.

7. Fr. Kopsch, Die Thrombocyten (Blutplättchen) des Menschenblutes und ihre Veränderungen bei der Blutgerinnung. Eine Bestätigung der Befunde Deetjens und Deckhuizens. Anat. Anz. Bd. XIX. 1901. S. 541—551. 5 Fig.

8. E. A. Schäfer, *The Essentials of Histology*. 6. Aufl. London 1902. Longmans, Green & Co. S. 22. Vorschrift 3. Der dort angegebene Farbstoff (Spillers purple) ist, wie ich aus der mir freundlichst gegebenen Auskunft des Autors ersehe, ein Methylviolett; ich habe dann verschiedene Methylviolettfarben verschiedener Herkunft in Bezug auf ihr Verhalten zum Blut untersucht und in allen Fällen sowohl Färbung der Leukocyten, der Thrombocyten und der Membran der roten Blutkörperchen erhalten.
9. Ehrlich und Lazarus, *Anaemie*. Bd. I.
10. Karl Reuter, Über den färbenden Bestandteil der Romanowsky-Nochtschen Malariaplasmodienfärbung, seine Reindarstellung und praktische Verwendung. *Centralbl. f. Bakteriol. I. Abt.* Bd. 30. 1901. S. 248—256. 2 Fig.
11. P. Morawitz, Beiträge zur Kenntnis der Blutgerinnung. *Deutsches Archiv für klinische Medizin*. Bd. 79. 1904. S. 215—233.  
 Die ältere und neuere Literatur über Thrombocyten findet man ziemlich vollständig in:  
 Ernst Schwalbe, *Untersuchungen zur Blutgerinnung*. Braunschweig, Friedrich Vieweg & Sohn. 1900. 89 S.  
 — —, *Die Blutplättchen, insbesondere ihr Bau und ihre Genese*. *Ergebnisse der allgem. Patholog. u. patholog. Anatomie des Menschen und der Tiere*. VIII. Jahrgang. 1904. S. 151—195.

## **Betrachtungen über die Beckenfascie.**

Von

**Dr. F. Hein,**

Assistent am Anatomischen Institut der Universität Berlin.

---

Die Auskleidung des kleinen Beckens, die Muskeln der Beckenwand und des Beckenbodens samt ihren Binden haben gegenüber den Beckenorganen in den gebräuchlichen, besonders deutschen, Lehrbüchern meist nur eine wenig eingehende Betrachtung gefunden.

Andererseits sind sie in den Handbüchern und Sonderwerken, noch mehr aber in der grossen Zahl von Einzelarbeiten, welche wir über Damm- und Beckenmuskeln besitzen, auf das eingehendste zergliedert. Hierdurch wurde eine grosse Reihe von Bezeichnungen geschaffen, die obenein denselben Gegenstand oft wenig übereinstimmend bezeichnen, so dass es dem Lernenden nicht leicht ist, sich über diese Gegend einen klaren Überblick zu verschaffen. Dazu kommt, dass auf kaum einem Gebiet der Anatomie das Lernen vermittels Wort und Bild durch eigene Arbeit am Präparat so sehr gefördert wird wie hier; und doch erfreuen sich die Präparationen des Dammes und Beckens auf den Seziersälen nur geringer Beliebtheit.

Es ist Brauch, bei der Beschreibung der Lage der Dinge zueinander im Körper von der aufrechten Stellung desselben auszugehen. Im allgemeinen kommt man damit gut aus; nur drei Gegenden sind es besonders, wo Beschreibung und Präparation in Widerspruch geraten: die Kinngegend, die Fusssohle und der Damm. Das Über oder Auf und Unter der Darstellung dreht sich bei der Präparation um. Man vermeidet es, wenn man entsprechend kinn- zungen-; sohlen-

knochen-; damm- beckenwärts sagt. Beim Becken gibt es diese Wege der Darstellung: 1) vom Damme aus, 2) von der serösen Beckenhöhle aus, die gewöhnlichen Methoden, 3) von aussen und der Seite aus, durch Wegnahme der knöchernen Beckenwand, die am wenigsten geübte Methode, und 4) die Präparation von innen am halbierten Becken, ebenso sehr oder noch mehr geübt wie die beiden ersten Methoden. Bei der Präparation vom Damme aus liegen die Dinge oberflächlich und tief (*superficialis* und *profundus*), bei der von der Beckenhöhle aus hoch und tief (*superior* und *inferior*), endlich bei der von der Seite aussen und innen (*lateral* und *medial*). Dazu kommt, dass je nach der Lage des Beckens sich scheinbar vorn und hinten ändert, indem es oben und unten wird, während es tatsächlich immer ventral- oder symphysenwärts, wie dorsal- oder sacral- resp. coccygealwärts bleibt. Auch alle diese Punkte erschweren dem Anfänger das Verständnis des Beckens sehr.

Wenden wir uns jetzt zu unserer Aufgabe und fragen uns, was soll man unter Beckenfascie verstehen?

Hierzu werfen wir einen kurzen Blick auf die drei grossen serösen Körperhöhlen, die Brust-, Bauch- und Beckenhöhle; sie sind begrenzt von einer serösen *Innenhaut* und einer fleischigen resp. knöchernen *Wand*. Getrennt sind letztere beide durch eine regionär sehr verschieden starke Schicht von Bindegewebe oder Fettgewebe, die *Tela subpleuralis* und *Tela subperitonealis*. Die Innenfläche der Wand ist überzogen von einer weniger oder mehr entwickelten fibrösen Haut, einer Fascie, welche wir nach Hyrtl's Vorgange in der Brusthöhle als *Fascia endothoracica* bezeichnen, einerlei, ob sie die Innenfläche der Rippen, der Intercostales oder die obere Fläche des Zwerchfelles bekleidet.

In der Bauchhöhle nennen wir diese Fascie vorn und seitlich *Fascia transversalis*, soweit sie Beziehung zum *M. transversus* und seinen Aponeurosen hat; dürfen wir diese Bezeichnung auf die sonst die Bauchhöhle auskleidenden Fascien übertragen, auf die der unteren Zwerchfellfläche, des *Quadratus lumborum*, des *Psoas* und *Iliacus*? Vielleicht empfiehlt es sich, wie zuerst von Luschka geschehen, auch hier einen allgemeinen Namen, *Fascia endoabdominalis*, einzuführen.



Die Beckenhöhle hängt frei mit der Bauchhöhle zusammen und ist wie diese vom Peritoneum ausgekleidet, welches das Cavum serosum pelvis umschliesst. Die Aussenwand der Beckenhöhle wird gebildet von Muskeln und Knochen wie in der Brust- und Bauchhöhle. Der Anteil der Knochen am Aufbau dieser Wände ist in allen drei Körperhöhlen verschieden. Hinten finden wir in ihnen die Wirbelsäule, als Brust-, Lendenwirbel, Kreuz- und Steissbein. Seitlich und vorn in der Brust die federnden Spangen der Rippen und das Brustbein, den Brustkorb. Die Wand der Bauchhöhle besitzt nur oben die Rippenbogen und unten die Schaufeln des Darmbeins. In der Wand des Beckens besitzen wir jederseits ein festes Knochengefüge, das Os coxae.

Beide Ossa coxae, so gut wie gar nicht gegeneinander verschieblich und dem Kreuzbein innig durch die *Articulatio sacroiliaca* verbunden, stellen mit diesem das knöcherne Becken dar, welches das Cavum osseum pelvis umschliesst. Nicht das ganze knöcherne Becken beteiligt sich an dem, was wir hier als Aussenwand der Beckenhöhle auffassen. Direkt (nicht von Muskeln bedeckt) sind es folgende Teile: die ganze *Linea terminalis* am Beckeneingange, die vordere Fläche des Kreuzbeines und Steissbeines, abgesehen von Teilen des Seitenrandes und unteren Endes, ein grosses Stück der hinteren Fläche des Schambeins zu beiden Seiten der Symphyse und die *Spina ischiadica*. Die Muskeln der Aussenwand der Beckenhöhle, das Cavum pelvis musculare, können wir einteilen in die seitlichen, die nur zum Teil dazu gehören, und die unteren, die des Beckenbodens, welche ganz darin aufgehen. Erstere sind der über dem *Diaphragma pelvis* gelegene Teil des *M. obturator internus* (*Pars supradiaphragmatica*) und der Abschnitt des *M. piriformis*, welcher nach innen von der *Incisura ischiadica major* liegt, letztere der *Musculus levator ani* und der *Musculus coccygeus*, die man als *Diaphragma pelvis* zusammenfasst.

Das *Diaphragma* im reinen Sinne, eine Scheidewand, ist das Zwerchfell, welches Brust- und Bauchhöhle scheidet. Als *Diaphragma* kannte die alte Anatomie noch das *Diaphragma auris* = *Membrana tympani* und *Diaphragma nasi* = *Septum nasi*. Der Name *Diaphragma pelvis* stammt von Hermann Meyer; er hat in seinem Lehrbuch der Anatomie (Leipzig 1861) ein Kapitel über *Diaphragmen* (S. 254), wo

er ein Diaphragma oris s. M. mylohyoideus, ein Diaphragma thoracis s. M. phrenicus und ein Diaphragma pelvis s. M. levator ani beschreibt. Einen Vorläufer in dieser Auffassung hat er in Ernst Heinrich Weber, welcher in seinem Handbuche der Anatomie (Stuttgart 1834) sagt (S. 239): „Der Levator ani hilft also den Boden der Beckenhöhle auf ähnliche Weise mitbilden, als das Zwerchfell den Boden der Brusthöhle und der Mylohyoideus den Boden der Mundhöhle“.

In den Muskeln der Seitenwand sind drei Lücken, der Canalis obturatorius und das Foramen supra und infrapiriforme. Die Muskeln des Beckenbodens entspringen jederseits in einer bogenförmigen Linie, welche in einiger Entfernung von der Symphyse an der hinteren Fläche des Schambeines beginnt und sich bis zur Spina ischiadica erstreckt; von ihren Fasern gehen die vorderen mehr in der Richtung von vorn nach hinten, die seitlichen von aussen (lateral) nach innen (medial). Sie erreichen zum geringeren Teil einen Knochenansatz, das unterste Ende des Os sacrum, und den ganzen Seitenrand und die Spitze des Os coccygis. Vor dieser Spitze treffen sie in der Medianlinie in einer Raphe (ano-coccygeal raphe Thompson) und im Ligamentum anococcygeum zusammen. Weiter nach vorn wird dieses Zusammentreffen gestört durch die Durchtrittsstellen des Darm- und Urogenitalschlauches. Die Beziehungen zu ersterem sind inniger, indem ein Teil der Fasern den hinteren Rand des Rectum schleifenförmig umfasst und dadurch das Rectum nach vorn zieht, wodurch vielleicht hauptsächlich die Curvatura perinealis recti bedingt ist. Nach Holl ziehen auch einige Fasern an der Vorderseitenwand durch den Sphincter ani externus zusammen mit longitudinalen Rectumfasern zur Haut des Anus, wodurch dieser gehoben wird. Schliesslich gehen eine Anzahl von Fasern vor dem Rectum (praeanale) zum Centrum perineale. Die Mehrzahl der Fasern, welche von vorn kommen, streichen am Rectum seitlich vorbei und wirken nur als Compressor recti. Diese verwickelten Verhältnisse sind in eingehendster Weise in einer Reihe von Arbeiten von Holl beschrieben und zusammengefasst in dem Handbuch von v. Bardeleben (II, 2. Muskeln und Fascien des Beckenausganges von Holl).

Die Beziehungen des Diaphragma pelvis zum Urogenitalschlauch sind ganz anderer Art. Während sich für das Rectum im Beckenboden

ein Loch befindet, das wie eben geschildert an manchen Stellen Beckenboden und Mastdarm fester verbindet, ist für den Urogenitalweg im Beckenboden vorn ein Schlitz von langgestreckter dreieckiger Gestalt, die breitere Basis liegt hinter der Symphyse am Schambein, die Spitze ist gegen die Vorderwand des Rectum gekehrt. Die Seitenränder, welche vom medialen Rande des Levator ani gebildet werden, sind frei und nicht mit den Seitenwänden des Urogenitaltrakts in Konnex. Hier ist also eine grössere Lücke im Beckenboden vorhanden. Diese Lücke wird aufgehoben durch eine muskulös sehnige Platte, welche quer im Schambogen ausgespannt ist; sie gleicht einem Dreieck mit abgestutzter Spitze, dessen Basis nach hinten gegen den Anus, dessen Spitze nach vorn gegen das Ligamentum arcuatum pubis gerichtet ist. Diese Platte, das Trigonum urogenitale (Waldeyer), tritt dadurch gewissermassen als Ersatz in den Rahmen des Beckenbodens ein.

Durch die Arbeiten von Eggeling, Holl, Lartschneider, Kollmann, Thompson u. a. sind wir über die Stellung des Diaphragma pelvis aufgeklärt. So sagt Thompson, dass die Muskeln des Diaphragma pelvis, ursprünglich Schwanzmuskeln, mit der Rückbildung des Schwanzes ihre Funktion als Skelettmuskel eingebüsst, zugleich aber mit Änderung der Beckenstellung (Aufrichtung des Rumpfes) und Verlagerung des Gewichtes der Eingeweide eine neue Funktion übernommen haben, als Verschluss und Träger des Beckenbodens. Zu diesen gesellt sich das Trigonum urogenitale, nach Kalischer ein Abkömmling des Sphincter cloacae, der umgekehrt Beziehungen zum Skelette gewonnen hat, indem er die knöcherne Begrenzung des Schambogens erreichte. Das Diaphragma pelvis zeigt trotzdem in seinem heutigen Zustande eine gewisse Rückbildung, die abgesehen von seiner geringen Stärke darin gesehen wird, dass seine Fasern zum grossen Teil den direkten Knochenursprung, besonders vom Os ilium, verloren haben. Auch das Trigonum urogenitale zeigt das Bestreben einer Umwandlung. Ähnlich wie am festgefügtten Becken das Ligamentum sacrotuberosum ganz sehnig, das sacrospinosum halb sehnig geworden, seine obere Partie dagegen als Muskel noch erhalten ist, so finden wir auch das Trigonum, ausgespannt in dem starren Knochenrahmen, bezüglich seiner Muskelfasern verschieden entwickelt. Sein vorderer Rand wurde zum Ligamentum praeurethrale,

seine obere und untere Bedeckung hat mehr den Charakter einer Aponeurose als einer Fascie angenommen.

Die ganze, eben betrachtete, knöchern-muskulöse Wand der Beckenhöhle ist an ihrer Innenseite bekleidet von einer kontinuierlichen Bindegewebslage, einer Fascie, der *Beckenfascie*. Sie beginnt an der Grenze zwischen grossem und kleinem Becken, steigt an den Wänden hinab, überzieht den Beckenboden und geht von beiden Seiten hinten glatt ineinander über, weiter nach vorn stösst sie jederseits an die Durchtrittsstellen des Darm- und Urogenitaltrakts. Hier verbindet sie sich mit den mehr oder minder gut entwickelten glatten Bindegewebsblättern, welche diese begrenzen und gegen das lockere oder fetthaltige Gewebe des *Spatium subperitoneale* absetzen, den *Fasciae propriae viscerum*, oder geht, wie man will, in diese über. In diesem Sinne lässt sich die Beckenfascie als eine Einheit auffassen; sie bildet ein *Cavum pelvis fasciale s. fibrosum*, so dass man sagen kann, die Beckenorgane liegen zwischen *Cavum pelvis serosum* und *fibrosum* im *Spatium subperitoneale s. subserosum*, umgeben von lockerem oder fettreichem Bindegewebe, das an einzelnen Stellen durch stark entwickelte Venenplexusse verdrängt oder ersetzt ist. Die Einheit dieser Fascie ist gestört oder verwischt: 1) an ihrer äusseren Fläche dadurch, dass sie die einzelnen Muskeln fest einschidet und von ihren Nachbarn trennt, worauf besonders von Holl Gewicht gelegt wird; 2) an ihrer inneren (der Beckenhöhle zugekehrten) dadurch, dass die erwähnten an und um die Eingeweide entwickelten Fascienblätter, *Fasciae subperitoneales* (Waldeyer), an einzelnen Stellen so innige Beziehungen zu ihr gewinnen, dass sie diesen gewissermassen zur Anheftung oder zum Ursprunge dient.

Man kann die Beckenfascie kurzweg *Fascia pelvis* nennen, oder um sie in Gleichklang zu bringen mit Brust- und Bauchfascie, *Fascia endopelvina*. Wir haben dann neben dieser eine gleichwertige *Fascia endoabdominalis* und *endothoracica*, Fascien, welche die grossen Körperhöhlen auskleiden. Hingewiesen auf diese Bezeichnung haben zuerst Luschka und dann Waldeyer, aufgenommen ist sie durch Merkel (*Topographische Anatomie*, Bd. III, 1). Diese Bezeichnung, so definiert, deckt sich nicht mit dem, was die Nomenklatur *Fascia*



endopelvina nennt, nämlich den Teil der Fascia pelvis, der nach Langer-Toldt „nach Abtragung des Peritoneums sichtbar wird und bei beiden Geschlechtern von der vorderen und seitlichen Beckenwand brückenförmig auf die Harnblase übertritt“; sie wird von ihnen auch als oberflächlicher oder *visceraler* Anteil der Fascia pelvis bezeichnet.

Kurz gefasst ist danach die Fascia endopelvina die Fascie, welche vom Beckeneingange ab die Beckenhöhle auskleidet und streng den diese begrenzenden Muskeln und Knochen folgt. Wo sie mit dem Periost der Knochen in Berührung kommt, ist sie von ihrer Aufgabe, der Verstärkung des Beckenbodens, entbunden und so dünn und fest mit diesem verbunden, dass sie aufzuhören scheint, gegen die Mittellinie hin verhält sie sich genau wie die Muskeln; wo diese zusammenstossen, tut sie es auch, wo diese in Beziehung treten zu dem Darm und Urogenitalschlauch, tritt sie in Verbindung mit den Fascien desselben, wo die Muskeln einen freien Rand besitzen, schlägt sie sich um denselben herum.

Nach dieser allgemeinen Festlegung wollen wir versuchen, zu schildern, wie sie sich bei einer Präparation vom Cavum serosum pelvis aus uns darbietet. Überaus anschaulich hat dieses Holl in seinem schon erwähnten Werke dargestellt. Hat man das Peritoneum nahe der Linea terminalis durchtrennt, so dringt man leicht in einen von Fett erfüllten Raum, Spatium paravesicale, zwischen Blase und seitliche Beckenwand ein. Der darin liegende Fettkörper lässt sich bequem stumpf ausschälen. Geht man an der Seitenwand abwärts, indem man die an dieser hinstreichenden Vasa und N. obturatorius durchschneidet und zur Seite klappt, so sieht man durch die Fascie den Obturator internus durchschimmern, dann kommt man über einen mehr oder minder deutlichen Sehnenbogen auf die Fascie, die den Levator ani deckt. Auf diesem kann man nur eine Strecke weit abwärts gehen, denn plötzlich biegt die Fascie, auf der wir abwärts gleiten, im leichten, nach unten konvexen Bogen gegen die Blase hin ab. Der Rand, wo diese Fascie die Seitenwand verlässt, ist ausgezeichnet, besonders vorn durch starke sehnige Einlagerungen, die sich gegen die Symphyse hin meist strangartig verdichten, während sie nach hinten gegen die Spina hin sich verflachen und sowohl nach oben aussen,

gegen die Incisura ischiadica hin, wie nach unten innen gegen das Kreuzbein hin ausstrahlen. Erst wenn man dieses Blatt von der Seitenwand zur Blase durchtrennt, kommt man in einen schmalen Raum, der nicht von Fett erfüllt ist, seine äussere Wand ist die Fortsetzung der Fascie des Levator ani, seine innere Wand eine Fascie, durch die man in Fett eingebettete grosse Venen durchschimmern sieht; im Grunde dieses Spaltes gehen beide Blätter ineinander über.

Nach hinten sind beide Räume abgeschlossen durch eine derbere, fetthaltige Bindegewebsschicht, in deren Mitte die Gefässe, welche zur Blase gehen, eingeschlossen sind. Diese Platte birgt in ihrem oberen freien Saum die obliterierte Nabelarterie; auf dieser *reitet* der von vorn und der Seite kommende Ductus deferens, der an der nach innen und hinten sehenden Fläche der Platte gegen die Blase abwärts zieht. Ebenso sieht man hier, weiter abwärts, den von hinten kommenden Ureter schräg nach vorn und abwärts ziehen, welcher sich nach vorn mit dem Ductus deferens kreuzt, indem er an seiner Aussenfläche *vorbeizieht*. In der Platte liegen, wie gesagt, die Blasengefässe, nur eine vordere seitliche Blasenvene zieht häufig isoliert durch das Spatium paravesicale zur Vena obturatoria.

Die Betrachtung zeigt uns damit an der Seitenwand des Beckens (in etwas mehr als ihrer vorderen Hälfte) an der Fascie drei Abschnitte: 1) einen oberen von der Linea terminalis bis zur Ursprungslinie des M. levator ani, dem Arcus tendineus m. levatoris (autt.); 2) von hier eine kleinere Strecke auf dem M. levator ani bis zu dem Sehnenbogen, Arcus tendineus fasciae pelvis, wo eine Fascie zur Blase abbog, Pars visceralis fasciae pelvis (autt.) im Gegensatz zur Pars parietalis. Wir stossen hier zum erstenmal auf eine Reihe von neuen Bezeichnungen, bei denen wir kurze Zeit verweilen müssen. Mit diesen Namen beginnt gewissermassen eine neue Ära, eine Verwicklung des Begriffes Beckenfascie.

Hyrthl sagt in seinem Lehrbuche der Anatomie (1881, S. 801): „Ich glaube dem leichteren Verständnisse dieser Fascie dadurch Vorschub zu leisten, dass ich an ihr ein parietales und viscerales Blatt unterscheide“. Das parietale Blatt überkleidet nach ihm den Obturator internus, Coccygeus und Piriformis. Auf dem Obturator internus er-

streckt sich das parietale Blatt (hier Fascia obturatoria genannt) bis zum unteren Rande, bis zum Processus falciformis des Lig. sacrotuberosum; es hat nach ihm nichts mit dem Verschluss der unteren Beckenapertur zu schaffen. Dieser wird durch das *viscerale* Blatt zu stande gebracht, welches nach Hyrtl abgeht in einer Linie, die die Schamfuge mit dem Sitzstachel verbindet. „Diese Abgangsstelle des visceralen Blattes vom parietalen bildet einen dichten weissen Streifen, welcher als *Arcus tendineus* bezeichnet wird und dem Levator ani zum *Ursprunge* dient.“ An diesem visceralen Blatte, das auf dem Levator ani zu den Beckenorganen gelangt, unterscheidet er drei Abschnitte, einen vorderen Ligg. pubo-prostatica s. pubo-vesicalia, einen mittleren als Fascia recto vesicalis, der vornehmlich die Blase fixiert, und einen hinteren, der als dünne Bindegewebsschicht auf der Aussenfläche des Mastdarms sich verliert.

Dieser weisse Streifen, *Arcus tendineus*, die white line der Engländer, dient also nach Hyrtl: 1. dem Levator ani zum Ursprunge; 2. bezeichnet er die Abgangsstelle des visceralen Blattes der Beckenfascie. Eine grosse Anzahl von Autoren ist dieser Anschauung lange Zeit gefolgt. Bezüglich des Ursprunges des M. levator ani von dem *Arcus tendineus* sind häufiger Versuche gemacht ihn davon, wenigstens zum Teil, zu befreien. Schon Luschka legt den bogenförmigen Ursprung des Levator von der Beckenbinde höher als den „leistenartig in die Beckenhöhle hereinspringenden oder eine streifenartige Verdickung der Beckenbinde darstellenden *Arcus tendineus*.“

Auch Cunningham sagt (Manual of Anatomy 1892, p. 566), dass in manchen Fällen die Muskelfasern über diese weisse Linie aufwärts steigen. In neuerer Zeit ist besonders His dafür eingetreten, dass der Levator nicht vom *Arcus tendineus fasciae pelvis* entspringt, sondern von einem besonderen Sehnenbogen, der unter Umständen vorn und hinten mit seinen Anfängen bis zum Beckenrande reicht. Er nennt diesen im Gegensatz zum Sehnenbogen der Beckenfascie *Arcus tendineus musculi levatoris*. Zugleich wendet er sich gegen Kollmann, welcher in seinem Vortrag über den Levator ani der geschwänzten Affen (Basel, Anat. Ges. Verhandl. 1894) sagt, dass sich der Levator ani stets bis zur Linea arcuata verfolgen lasse. Holl widerspricht His



in seiner mehrfach zitierten Arbeit und erklärt, dass ein *Arcus tendineus levatoris* im Sinne von His nicht besteht.

Man muss sich fragen, wodurch eine so schwankende oder oft widersprechende Angabe über den Ursprung des Levator veranlasst ist. Sie wird durch die tatsächlichen Befunde begründet. Wer diesen Muskel häufiger präpariert hat, wird zugeben, dass das Bild fast in jedem Falle anders ist. Für eine klare Auffassung sind besonders geeignet frische Präparate, die am besten gar nicht mit Konservierungsflüssigkeiten behandelt wurden und die gut entwickelte Sehnen und Fascien besitzen, Fascien, die einerseits durchsichtig sind, andererseits aber die feinen sehnigen Fasern deutlich verfolgen lassen. Durch eine solche Fascie sieht man, wie der *M. obturator internus* gleichmässig in einer Linie fleischig unter dem Beckeneingange entspringend, noch eine Reihe von Sehnenbündel enthält. Diese entspringen spitz an der *Linea terminalis* und steigen auseinanderweichend im leichten Bogen abwärts, deren Konkavitäten einander zugekehrt sind, ähnlich wie ein Teil der Fasern des *Subscapularis*. In solchen Fällen sieht man dann auch, wie die feinen Fasern des Levator in eine dünne runde Sehne übergehen, die sich nach oben fontänenartig spaltet und deutlich mit feinen Strahlen die *Linea arcuata* erreicht; wenn der Ursprung sich so verhält, ist von einem *Arcus tendineus levatoris* nichts zu sehen. In anderen Fällen sieht man von diesen Sehnen nichts, die Muskelfasern des Levator haben nur auf eine kurze Strecke deutliche Sehnenfasern, und dann tritt dieser Bogen auf, der sie gewissermassen zusammenzuhalten scheint; stets aber sieht man die vorderen und hinteren Fasern den Knochen erreichen, die einen die hintere Fläche des Schambeins, die anderen die *Spina ischiadica*. Man kann den Ursprung ganz gut mit dem Ansatz des *M. serratus anterior* vergleichen, an dem man oft ja nur die Ansätze am unteren und oberen Winkel des Schulterblattes gut entwickelt findet, während der deutliche muskulöse Ansatz dazwischen (längs des *Margo vertebralis*) verloren gegangen ist; auch hier sieht man dann an der Grenze der Muskelfasern nicht selten eine sehnige Einlagerung. Ob dieses Zurückgehen der Muskelursprünge des Levator vom Knochen nur ein Ausdruck der Rückbildung des Muskels überhaupt, ob es durch Druck und Zug bedingt ist, lassen wir dahin-



gestellt. Je nach dem Grade der Rückbildung hat der Arcus levatoris eine ganz verschiedene Lage, bald ist er eng und steil, bald weit und flach, bald nahe der Linea terminalis, bald tief in das Becken hinein gesenkt, so kann sein hinteres Ende nahe der Linea terminalis bis zur Spina ischiadica hinab liegen, sein vorderes von der medialen Umwandung des Canalis obturatorius, bis zu der Stelle, wo der Arcus tendineus fasciae pelvis entspringt, so dass beide eine Strecke weit zusammenfallen. Die Öffnung des Canalis obturatorius selbst ist bezüglich ihrer Entfernung von der Symphyse ebenfalls grossen Schwankungen unterworfen, die nichts mit dem Geschlecht und der Grösse des Beckens zu tun hat. Die Differenz kann bis über 2 cm betragen.

Nach dieser Darlegung darf man vielleicht annehmen, dass der Teil der Beckenfascie, welcher sich von der Linea terminalis bis zum Arcus tendineus m. levatoris erstreckt, aus folgenden verschmolzenen Teilen besteht: 1) aus der Fascie der Beckenfläche des M. levator ani, 2) den Sehnen des M. levator selbst, 3) der Fascie des M. obturator internus. Dieses Stück der Beckenfascie ist identisch mit der Pars supradiaphragmatica der Fascia obturatoria von His und der Pars parietalis der Beckenfascie der Autoren. Vom Arcus tendineus levatoris geht die Fascie der Beckenwand weiter auf dem Levator und geht, wie ich sagen möchte, scheinbar am Arcus tendineus fasciae pelvis in die Fascia vesicae über, in Wirklichkeit folgt sie dem Levator ani; wo dieser an Beckeneingeweide herantritt, macht sie es auch und verbindet sich mit den entsprechenden eigenen Fascien derselben. Am medialen freien unteren Rande des Levator schlägt sie sich um diesen herum und geht auf der oberen (Beckenfläche) des Trigonum an den Schambogen heran, hierdurch schafft sie: 1) eine Rinne, eine Art Muskelscheide für den Levator; 2) hebt sie die Lücke, welche durch den Levatorschlitz im Beckenboden bestand, durch ihren Übergang auf das Trigonum auf; die mittlere Partie des Trigonum bekleidet sie nicht, dieser lagert die Prostata unmittelbar auf, wohl aber tritt sie hier mit den Eigenfascien der Prostata in Verbindung oder schlägt sich, wenn man will, in diese um.

Versuchen wir jetzt nach Fortnahme des Peritoneum auch in der hinteren Hälfte des Beckens abwärts zu steigen, so finden wir zunächst

die Fettentwicklung nicht so stark wie im vorderen paravesicalen Raume, seitlich kommen wir auf eine Fascie, die die grossen Gefässe und Nerven deckt, welche letzteren die Fascie vom Musculus piriformis trennen; nur am Rande des Kreuzbeins, wo der Piriformis entspringt, wird er von dieser Fascie unmittelbar bedeckt. Soll man diese Fascie, welche an der Incisura ischiadica mit der Fascie des Obturator internus und des Coccygeus zusammenhängt und sich dadurch als Fascia endopelvina dokumentiert, Fascia piriformis nennen oder nicht. Holl spricht dagegen, da der Musculus piriformis noch eine lockere, leicht fetthaltige Fascie besitzt, eine Art stärkeres Perimysium externum, das mit der übrigen Beckenfascie nicht in Verbindung, ihn kontinuierlich bis zu seinem Ansatz begleitet. Über beides lässt sich streiten, Tatsache bleibt, dass der einheitliche Eindruck der Beckenfascie durch die vielen Gefäss- und Nervenlücken sehr verwischt ist, denn während sonst die Fascie dem Cavum pelvis musculare eng anliegt, ist sie hier durch zahlreiche Nerven und Gefässe von ihm entfernt; dazu kommt noch, dass auch die Kontinuität dieses Cavum durch das Foramen supra und infrapiriforme viel erheblicher gestört wird, als z. B. durch den Canalis obturatorius oder Lücken zwischen den einzelnen Abschnitten des Levator ani. Einfacher gestaltet sich die Fascie wieder auf dem Musculus coccygeus, wo man glatt gegen das Steissbein und Rectum vordringen kann. Wenn man genau zusieht, ist die Fascie dieses Muskels noch von einem dünnen Blatte bedeckt, das analog der vom Arcus tendineus fasciae pelvis zur Blase gehenden Fascia vesicae zum Rectum geht und so ebenfalls die Fascia recti mit der Seitenwand des Beckens in Verbindung bringt. Nach vorn ist der pararectale Raum abgegrenzt durch die starke Bindegewebsschicht, welche die von den Vasa hypogastrica zu den Eingeweiden gehenden Äste begleitet. Linker und rechter pararectaler Raum sind nur unvollständig getrennt durch die mehr lockere Bindegewebsschicht, welche die Vasa haemorrhoidalia einhüllt.

Als Verstärkungen oder Einlagerungen der Beckenfascie haben wir bis jetzt kennen gelernt den Arcus tendineus m. levatoris und den Arcus tend. fasciae pelvis. Es gibt noch zwei weitere sehnige Gebilde. Am Rande der Incisura ischiadica, da wo zusammenstossen die

Fascien des Piriformis und Obturator internus, von der Linea terminalis bis zur Spina ischiadica, findet man eine sehnige Verdickung, eine Verschmelzungslinie beider Fascien, Plica ischiadica oder bandelette ischiatique der Franzosen. Die zweite liegt an der Stelle, wo Fascie des Piriformis und sehniger Rand des M. coccygeus (Ligamentum sacrospinosum) zusammenstossen. Ich möchte in diesen beiden Verdickungen lieber eine Einheit sehen, welche an der Articulatio sacroiliaca beginnt, der Incisur bis zur Spina folgt, sich dann zum Kreuzbein begibt und so einen sichelförmigen Bogen bildet, welcher mit seiner Konkavität nach innen, oben, hinten gerichtet ist. Dieser feinsehnige, bisweilen Muskelfasern enthaltende Bogen entsteht, wie ich glaube, nicht durch einen Zusammenfluss der Fascien, sondern stellt den Rest des Musculus iliosacralis dar; man könnte ihn nach Waldeyer Arcus suprapiriformis oder nach Rauber Margo sacroischiadicus, vielleicht auch Arcus iliosacralis nennen. Es liegt nahe, ihn mit dem Margo falciiformis der Fossa ovalis oder mit dem Crus tendineum internum (Waldeyer) am Foramen obturatum zu vergleichen. Dieser Rand deckt sich wohl mit dem von C. Th. Krause beschriebenen, gegen den sich Luschka so scharf wendet (Fascia pelvina, Wien 1859, S. 4), obgleich er ihn anscheinend ganz falsch aufgefasst hat.

Auf die einzelnen Durchtrittsstellen der Äste der A. iliaca interna, auf ihren extra- und intrapelvinen Verlauf, auf ihr Verhalten zum Plexus sacralis einzugehen, würde zu weit führen, im allgemeinen gilt für alle, dass die Fascie sich mit ihnen ausstülpt und sie eine Strecke weit begleitet.

Die Verhältnisse sind hier weit komplizierter als am Canalis obturatorius, wo sich Gefässe und Nerv schon vorher gefunden haben und vereint durchtreten. Der Sehnenbogen über die Gefässe und Nerven bildet nicht nur einen Schutz für dieselben, sondern durch seinen Zusammenhang mit der diese deckenden Fascie vermag er, da er bei Kontraktion der Beckenmuskeln gespannt wird, die Gefässe, besonders die Venen, zu erweitern und ihren Abfluss zu sichern.

Nicht am wenigsten Beachtung beansprucht der Arcus tendineus fasciae pelvis, welcher sich, auspräpariert von der hinteren Fläche der Symphyse mit ein oder mehreren Zipfeln entspringend, nach hinten



ausstrahlend bis zur Spina ischiadica erstreckt. Bei der Präparation selbst sieht man gewöhnlich, wie von der hinteren Fläche der Symphyse einige stärkere Streifen seitlich am oberen Rande der Prostata teils zu dieser, teils zur Seitenwand der Blase verlaufen, ja einige um die Blase herum denen der andern Seite entgegenkommen und so die Blase wie eine Schleife umfassen; durch diese ist die Beweglichkeit der Blase beschränkt, wenigstens was ihren Boden betrifft, ganz besonders wird dadurch ein Herabsinken der Prostata und des Trigonum vesicae nach hinten behindert.

Neben diesen starken, sehnigen Streifen, Ligg. pubovesicalia und puboprostatica, gehen weniger starke Streifen der Beckenfascie seitlich angelagert nach hinten, der nach hinten offene, zwischen beiden Schenkeln befindliche Winkel ist ausgekleidet, oder richtiger, überbrückt durch eine weniger sehnige Bindegewebsplatte, welche zwei Räume scheidet, einen nach oben sehenden, flachen, neben der Blasenwand gelegenen, der ausgefüllt ist von einem leicht zu isolierenden Fettkörper und einem nach unten schauenden, schmalen, der eingenommen wird von einem Venengeflecht mit umgebendem Fettgewebe, das dicht an die Prostata angeschlossen ist. Die erwähnte Scheidewand in diesem Winkel richtet ihre Basis nach hinten, der leicht bogenförmige Rand derselben verliert sich gegen die Gefässcheiden, welche paravesicalen und pararectalen Raum trennen, allmählich in lockeres Gewebe. Durch diese Brücke gewinnt die Fascie, welche die Blase bekleidet, einen Anheftungsrand an der Seitenwand des Beckens, und wird dadurch die seitliche Verschiebung der Prostata und des Blasengrundes beschränkt, nicht minder wird durch diese Spannung der Abfluss des Plexus vesicoprostaticus gesichert und dieser selbst vor Druck bewahrt.

Auch die Fascie des Rectum gewinnt zur Seitenwand des Beckens ähnliche Beziehung, indem sie vom Rectum gegen die Spina ischiadica und die Fascie hinzieht, welche den Musculus coccygeus bedeckt; dadurch können wir bei einem Einblick von oben auch nicht unmittelbar auf die Fascie des Coccygeus und Levator sehen, der Raum zwischen Fascia recti und Beckenfascie ist hier aber nur ein flacher Spalt, in ihm verlaufen die sympathischen und sakralen Nerven, welche so bei



Ausdehnung des Rectum nach der Seite vor Druck geschützt werden, wie vorn die Fascia vesicae die Venen schützte. Blasen- und Mastdarmfascie treten somit zusammengefasst vom Os pubis bis zum Os sacrum mit der Seitenwand des Beckens in Verbindung; die Haftlinie ist unterbrochen an der Spina ischiadica, nach vorn ist sie der Arcus tendineus fasciae pelvis, nach hinten der untere hintere Teil des Arcus ileosacralis.

Der Arcus tendineus fasciae pelvis dient also in erster Linie als Ansatz und Träger der Fascia vesicae, in zweiter hindert er das Abrollen des Levator ani von der Beckenseitenwand, verstärkt dadurch gewissermassen den Arcus musculi levatoris, am seltensten mag er einigen Fasern des Levator selbst zum Ursprunge dienen.

Am Schlusse dieser Betrachtung sei es gestattet, noch einmal folgende Punkte kurz hervorzuheben: 1) das Becken besitzt eine einheitliche Wandfascie, die Fascia endopelvina; 2) wo die Muskeln, welche diese Fascie bekleidet, an Eingeweide heranreichen, hängt sie mit den Fascien derselben zusammen, schlägt sich, wenn man will, in diese um; 3) abgesehen von diesen Übergangsstellen, treten Blase und Rectum noch durch ein besonderes Blatt, welches das Cavum subperitoneale durchkreuzt (Pars visceralis fasciae pelvis autt.) in Verbindung. Dieses Blatt ist keine Abspaltung der einheitlichen Beckenfascie, sondern hat sich als besonderes Fascienblatt im subperitonealen Gewebe entwickelt. Es wurde somit ein Versuch gemacht, eine Einteilung in Pars parietalis und visceralis der Beckenfascie aufzuheben, indem *erstere* als Fascia endopelvina, als wahre Beckenfascie, der Fascia endoabdominalis und endothoracica gleichgestellt wurde, *letztere* nicht als Fascia pelvis visceralis bezeichnet, sondern als Sonderfascie der Eingeweide aufgefasst wurde. Dadurch weicht diese Darstellung, welche nur in grossen Zügen die Verhältnisse skizzieren sollte, von der hergebrachten Beschreibung in vielen Punkten ab, in anderen trifft sie jedoch mit den Anschauungen über die Beckenfascie, besonders mit denen von Waldeyer, Merkel und Rieffel zusammen.

---

# **Das Neurofibrillennetz der Retina.**

Von

**S. R. Cajal,**

Professor der Histologie der medizinischen Fakultät zu Madrid.

---

Übersetzt von **Fr. Kopsch.**

---

(Mit Tafel VII.)

---

Die Entdeckung der Neurofibrillen durch Apathy [1] und Bethe [2] hat aufs neue die Frage nach der Verbindung der Nervenzellen untereinander aufgerollt.

Der Erstgenannte nimmt bekanntlich an, dass die von verschiedenen Nervenzellen austretenden Neurofibrillen nach dem Austritt aus dem Zellkörper zum Teil in der sogenannten „Punktsubstanz“ endigen, indem sie ein diffuses Netz bilden, an dessen Bildung auch die Endverzweigungen der sensiblen Nerven teilnehmen.

Diese Ansicht ist indessen nur die nicht zutreffende Verallgemeinerung einer Beobachtungstatsache, nämlich des unbestreitbaren Vorhandenseins eines Neurofibrillennetzes im Innern des Nervenzellkörpers. Nach meinen Beobachtungen am Blutegel [3], welche mit Hilfe einer das Netz innerhalb der Zelle sehr elektiv färbenden und das Studium sehr dicker Schnitte erlaubenden Methode angestellt sind, verteilen und verästeln sich die aus den Zellkörpern austretenden Neurofibrillen ebenso wie die Endäste der sensiblen Nerven innerhalb der „Punktsubstanz“ und bilden dort einen sehr dichten Plexus, in welchem keine Masche einzeln zu erkennen ist. Man findet also bei

den Evertibraten im wesentlichen dieselbe Anordnung, welche seit langem durch die wertvollen Untersuchungen von Retzius und von Lenhossék bekannt geworden ist.

Ähnliche Resultate haben neuerdings Azoulay [4] und Nageotte<sup>1)</sup> erzielt. Letzterer hat hauptsächlich an der Retina von *Hirudo* gearbeitet, deren vorher mit Arg. nitr. imprägnierte Elemente auf eine besondere Art isoliert wurden und die absolute Unabhängigkeit der intracellulären Netze zeigen.

Für die Wirbeltiere hat Bethe die Frage des Zusammenhanges der einzelnen Neuronen untereinander auf Grund der mittels seiner Ammoniummolybdat-Toluidinblau-Methode erzielten Resultate behandelt. Er nimmt, nicht auf Grund von objektiven Tatsachen, sondern auf Grund logischer Folgerungen an, dass das pericelluläre Golginetz [5], welches von seinem Entdecker selbst, wie von mir [6], Donaggio [7], Held [9], Simarro [8] als nicht nervös angesehen wird, identisch ist mit unseren nervösen pericellulären Netzen, und dass es aus einem nervösen Netzwerk besteht, welches einerseits mit den intracellulären Neurofibrillen, andererseits mit den nervösen Verzweigungen der sensiblen Nerven zusammenhängt, welche aus den hinteren Wurzeln oder der weissen Substanz stammen. Diese Annahme ist jedoch unhaltbar geworden, seitdem durch die Untersuchungen von Held, Donaggio, Simarro und mir der Beweis geliefert worden ist, dass die intracellulären Fibrillen niemals aus dem Zelleib oder aus den Dendriten austreten und dass das pericelluläre Golginetz nichts mit den nervösen Verästelungen gemein hat. Im Gegenteil sind zwingende Gründe dafür vorhanden, das pericelluläre Golginetz als eine Bildung der Neuroglia anzusprechen (Held, Donaggio) oder etwa als Kunstprodukt, vielleicht hervorgerufen durch die postmortale Gerinnung der im pericellulären Raum und in den Spalten der grauen Substanz befindlichen Eiweisskörper [10].

---

<sup>1)</sup> Die mit meiner Methode von Azoulay und Nageotte hergestellten Präparate, welche ich bei meinem letzten Aufenthalte in Paris (3. Juni) gesehen habe bei Gelegenheit einer Demonstration im Collège de France (Laboratorium des Herrn Dr. Malasser), sind ausserordentlich gut gelungen und völlig beweiskräftig für die Unabhängigkeit der einzelnen Neuronen voneinander.

Schliesslich ist die Kontakttheorie neuerdings noch durch van Gehuchten [11], Marinesco [12] und Auerbach [13] bestätigt worden, welche bei ihren Untersuchungen die Methoden zur Darstellung der Neurofibrillen benutzt haben.

Ogleich für mich die Frage nach der Verbindung der Neuronen untereinander endgültig im Sinne der Neuronenlehre entschieden ist, was sowohl durch die Methoden von Golgi, Cox und Ehrlich als auch durch die Methoden zur Darstellung der Neurofibrillen (Bethe, Simarro, Donaggio, Cajal) bewiesen worden ist, so halte ich es doch nicht für überflüssig, von neuem an die Untersuchung dieser Frage heranzutreten mit Hilfe der Netzhaut, eines Organes, welches besondere Vorteile durch die einfache und regelmässige Anordnung seiner Neuronen bietet.

Diese Frage ist schon vor mir durch Emden [14] und Vogt [15] behandelt worden. Vor allem hat der erstere mit Erfolg an der Retina des Pferdes die so schwierige und unsichere Methode des Strassburger Physiologen angewendet. Indessen färbt die Methode von Bethe, welche auch ich einige Male bei der Retina versucht habe, niemals die angenommenen interstitiellen Netze, sondern nur die Neurofibrillen des Zellprotoplasmas. Deshalb sind die Beobachtungen Emdens der Theorie des interstitiellen Netzes nicht günstig; denn dieser Forscher gesteht, in der Gegend der Artikulation der Neuronen (plexiforme Schichten) nur übereinandergeschichtete und für gewöhnlich selbständige Plexus von Neurofibrillen gefunden zu haben.

Die Bedeutung des Gegenstandes hatte mich schon vor einigen Monaten zur Untersuchung der Netzhaut einiger Säugetiere geführt. In einer grösseren Arbeit [3] über die Neurofibrillen der verschiedenen Nervenzentren habe ich schon erwähnt, dass das reduzierte Silber in brauner Farbe das Netzwerk der grossen und mittleren Ganglienzellen, der grossen Spongioblasten, der horizontalen Zellen sichtbar macht, während die kleinen Amakrinen, Bipolaren, sowie die Stäbchen- und Zapfen-Sehzellen ungefärbt erscheinen. In der Vogelnetzhaut gelang die Färbung der zentrifugalen Fasern und der sogenannten Assoziations-Amakrinenzellen, sowie mancher Ganglienzellen-



körper, deren interprotoplasmatisches Netz sich ebenso verhält, wie das der kleinen Zellen des Rückenmarkes. Schliesslich mache ich aufmerksam auf einige Vorteile, welche meine Methode im Vergleich zu der von Bethe besitzt, dadurch, dass sie erlaubt, dicke Schnitte zu durchmustern, ähnlich wie bei der Golgischen Methode (was die Verfolgung der Achsenzylinder und der langen Dendriten erleichtert), und dass die färberische Reaktion absolut konstant ist sowohl bei dicker Netzhaut (Pferd, Schaf, Rind) als auch bei dünner (Kaninchen, Meerschweinchen, Ratte) und selbst bei 1 bis 2 Wochen alten Tieren gelingt.

Wenig später hat van der Stricht [16], ohne meine Versuche zu kennen, sich ebenfalls mit Erfolg der Silbermethode bedient zum Studium der Histologie der Netzhaut kleiner Säugetiere, und es ist ihm gelungen, das Netzwerk der Ganglienzellen, der Spongioblasten, der Horizontalzellen und selbst der Bipolaren zu färben. Überall hat er Neurofibrillen gefunden, welche netzförmig im Protoplasma angeordnet sind und zwar oftmals in zwei Lagen, einer exoplasmatischen und einer endoplasmatischen, wie ich es in den Nervenzentren [3] gefunden habe. Die Dendriten, welche in den plexiformen Schichten komplizierte Plexus bilden, entstehen durch die bündelweise Anordnung der Fäden des intracellulären Fibrillennetzes. Verbindungen zwischen den einzelnen Zellen sind nicht vorhanden.

In folgendem will ich die Tatsachen, welche ich schon in meiner Arbeit über die Neurofibrillen kurz erwähnt habe, im einzelnen auseinandersetzen und werde noch einige physiologische Ideen über die wahrscheinliche Bedeutung dieser Elemente hinzufügen. Ich beabsichtige, ebenso wie van der Stricht, die Aufmerksamkeit der Autoren auf die Leichtigkeit zu lenken, mit welcher man mit Hilfe der Reduktion von Silbersalzen entzückende Bilder über die Morphologie und die Topographie der meisten Netzhaut-elemente erhält — Bilder, welche in mancher Hinsicht die mit Hilfe der Golgi- und der Methylenblaumethode erzielten Resultate bestätigen und ergänzen.

Meine Imprägnation stellt ziemlich konstant folgende Elemente dar: *Ganglienzellen* (des Ganglion opticum zusammen mit den Fasern

des N. opticus), *Spongioblasten* und *Horizontalzellen*. Manchmal färben sich auch Bipolaren und Müllersche Stützfasern; letztere jedoch nur unvollständig und schwach.

### *I. Ganglienzellen und Nervenfasern des N. opticus.*

Bekanntlich findet man in der Ganglienzellenschicht drei Zellarten: Riesen-, mittlere und kleine Nervenzellen, sowie versprengte amakrine Zellen.

a) *Riesenganglienzellen*. Sie sind wenig zahlreich in der Netzhaut kleiner Säugetiere, sie nehmen die Imprägnation sehr gut an und zeigen klar, wie es schon Max Schultze, W. Krause und neuerdings Dogiel, sowie Embden nachgewiesen haben, einen fibrillären Aufbau. Meine Methode färbt das Netzwerk gelb, schwarz oder rotbraun. Es verhält sich wie in den motorischen Vorderhirnzellen des Rückenmarkes und besteht aus Fibrillenbündeln, welche zwischen den Tigroidschollen verlaufen und mit den Faserbündeln der Dendriten und des Neuriten zusammenhängen (Fig. 12). In der Retina von Rind und Schaf ist es unmöglich, die äusserst zahlreichen und eng aneinanderliegenden Neurofibrillen dieser Zellen einzeln zu verfolgen. Ausserdem sind diese Elemente in dünnen Schnitten verstümmelt, in dicken Schnitten aber zu dunkel, um eine gute Beobachtung des Verlaufs des Fibrillengerüsts zu gestatten. Darum ziehe ich es vor, die weniger grossen Zellen derselben Art aus der Netzhaut von Katze, Meerschweinchen, Kaninchen zu beschreiben. Hier (Fig. 3) ist es nicht schwer, ganz in der Nähe des Kerns festzustellen, dass die Neurofibrillen miteinander anastomosieren durch blasse sogenannte sekundäre Fäserchen, und wenn oftmals die netzartige Anordnung un deutlich erscheint, so liegt das daran, dass durch die Tigroidschollen die Neurofibrillen zusammengedrängt werden, weshalb die in den Bündeln vorhandenen langgestreckten Maschen nicht wahrgenommen werden können.

Wenn man indessen eine Zelle wählt, welche arm ist an Tigroidsubstanz (Fig. 3), so ist die netzartige Anordnung überraschend gut zu erkennen, wie sie so oft von mir in Zellen des Grosshirns, Kleinhirns des Rückenmarks beschrieben und in der Netzhaut schon durch

van der Stricht erwähnt worden ist. Es gibt zwei verschiedene Neurofibrillennetze innerhalb der Zellen: ein dichtes von verhältnismässig dicken Fasern gebildetes, welches sich um den Kern herum befindet und *plexus perinuclearis* oder *endoplasmaticus* genannt worden ist, ein zweites lockeres und weiteres Netz innerhalb der peripherischen Teile der Zelle, welches *reticulum corticale* oder *exoplasmaticum* genannt wird. Ausserdem kann man sehen, dass jeder Plexus gebildet wird durch die Verästelung von Neurofibrillenbündeln, welche aus dem Achsencylinder und den Dendriten stammen. Manchmal sieht man auch, dass die Neurofibrillen des perinucleären Netzes dick sind und zu einem dicken Bündel vereinigt die exoplasmatische Zone durchsetzen (Fig. 3, *b*), während diejenigen Fibrillen, welche für den *plexus corticalis* bestimmt sind, recht zart sind und sich sofort in ein diffuses Netz verteilen (Fig. 4, *b*).

In dem Masse, wie die dicken Dendriten sich von den Zellen entfernen, drängen sich die Neurofibrillen zusammen unter Bildung eines dichten Bündels, welches zur inneren plexiformen Schicht der Netzhaut zieht, sich dort mehrfach teilt und sehr lange, horizontal verlaufende Äste bildet, welche in den verschiedenen Höhen der genannten Schicht verlaufen. Während ihres Verlaufes zeigen sie Varicositäten und Anschwellungen, innerhalb deren die Neurofibrillen etwas auseinandergezerrt erscheinen. An den Teilungsstellen bemerkt man oft kleine Kreuzungen, welche wegen der ausserordentlichen Feinheit und dichten Aneinanderlagerung der Fibrillen sehr schwer zu entwirren sind. Manchmal, in besonders günstigen Fällen (Fig. 13), sieht man an der Teilungsstelle nicht allein die Fibrillen sich voneinander entfernen, sondern auch Teilungen der einzelnen und sogar Netzbildungen komplizierter Art. Auf Grund dieser Tatsache, welche besonders deutlich in den der Zelle nahe liegenden Teilungsstellen zu sehen sind, hat Emden von Neurofibrillen gesprochen, welche ohne eine Verbindung mit dem Zellkörper frei von einem Dendriten zum anderen ziehen. Die letzten kleinsten Ästchen der Dendriten scheinen nur aus einer einzigen Neurofibrille zu bestehen, denn sie sind sehr zart und homogen. Indessen kann man bei den grossen Zellen häufig einen starken Ast über eine weite Strecke verfolgen, ohne zu sehen, dass er sich in einzelne Fibrillen auflöst.



Dicke Schnitte von Netzhäuten, deren innere plexiforme Schicht stark imprägniert ist, sind sehr günstig zum Studium der horizontal verlaufenden Dendritenplexus, welche von den Ausläufern der Ganglienzellenkörper gebildet werden. Man findet bei der Katze und dem Kaninchen je nach der Stelle der Netzhaut drei, vier oder auch mehr Schichten der Dendritenverästelungen (Fig. 1, 2). Wenn man Flachschnitte an Stelle der Querschnitte untersucht (Fig. 11), so bemerkt man in jeder Lage einen Plexus, welcher sehr kompliziert ist und eine kleine Zahl dicker Dendriten von den Riesenganglienzellen, sowie eine grosse Menge feiner und blasser Ästchen der mittleren und kleineren Zellen enthält. Von Strecke zu Strecke zeigt dieses dichte Maschenwerk helle Lücken von ovaler oder runder Form, welche durch die Müllerschen Stützfasern hervorgerufen sind.

Die von Dogiel und Greeff beschriebenen dicken Dendriten-Anastomosen habe ich in meinen Präparaten niemals gefunden. Wenn diese intracellulären Verbindungen oder Brücken in der Tat vorhanden wären, so müssten sie klar in dicken Flachschnitten zu sehen sein. in denen Hunderte von intensiv gefärbten Ganglienzellen vorhanden sind. Schliesslich haben weder Embden noch van der Stricht ähnliche Anastomosen gesehen.

Der Achsencylinder ist sehr leicht zu sehen. Vor allem, wenn der Schnitt parallel der Nervenfaserschicht verläuft, und wenn man ein wenig dicke Flachschnitte untersucht. Wie man weiss, entspringt er sehr oft an einer Seite des unteren Endes des Zellkörpers oder auch von der Basis eines Dendriten und steigt in die unterliegende Schicht, indem er sich entweder direkt oder nach kurzem queren Verlauf den Fasernbündeln des Nervus opticus anschliesst. Er gibt niemals Äste oder Collateralen ab und teilt sich niemals. In der Höhe seines Ursprungshügels bemerkt man oft die Vereinigung von Neurofibrillen, welche aus beiden intracellulären Plexus stammen (Fig. 3, *d*). Indessen ist diese Tatsache nicht leicht zu sehen in den Riesenganglienzellen der Säugetiere wegen der Reichhaltigkeit und Dichtigkeit des Neurofibrillenplexus (Fig. 12, *a*).

Weiter ist an den mittels der Silberreduktionsmethode hergestellten Präparaten nichts leichter, als innerhalb der Nervenfaserschicht auf Horizontalschnitten den Achsencylinderfortsatz von



seinem Ursprung bis zum Eintritt in den N. opticus zu verfolgen. Die meisten dieser Fasern sind varicös wie an den Methylenblau- und Golgipräparaten, und es ist sehr schwer, die einzelnen sie zusammensetzenden Neurofibrillen zu erkennen. Indessen gelingt es, sie innerhalb der Achsenzyylinder der Riesenganglienzellen zu sehen, doch sind sie hier immer weniger deutlich, als in den Dendriten. Ebenso bemerkt man, dass die Mehrzahl der Opticusfasern in Radialbündel angeordnet ist, dass aber auch daneben andere Nervenfasern vorkommen, welche in verschiedener Richtung, ja sogar unter rechtem Winkel, die radiär verlaufenden Bündel kreuzen.

b) *Mittlere und kleine Ganglienzellen*: Das sehr feine und lockere Netz dieser Elemente ist Emden wahrscheinlich entgangen, dessen Methode nur die mit reichem Netz versehenen Zellen färbt. Dagegen hat van der Stricht es mit der Silbermethode (erste Methode ohne Alkoholfixierung) imprägniert, welche es als zartes, vornehmlich über dem Kern befindliches Netz darstellt, wo man sehr oft eine dichte Anhäufung zusammengewirrter Fäden bemerkt, von welcher die Dendriten ausgehen.

In der Tat sind, wie es Fig. 1, *b, c, d* zeigt, am Zellleib der meisten kleinen Ganglienzellen zwei Regionen zu unterscheiden: eine *untere*, sehr feine, enthält nur einige in wenig Maschen netzförmig angeordnete Neurofibrillen, welche nach dem Ursprungskegel des Achsenzyinders konvergieren; eine *obere* oder supranucleäre, in welcher sich die aus den Dendriten und die aus dem Neuriten kommenden Fibrillen vereinigen und vermischen, indem sie dort einen oft unentwirrbaren Knäuel (Fig. 8) bilden. In letzterem beschreibt van der Stricht einen hellen Punkt, welchen er als Centrosoma anspricht; in meinen Präparaten zeigt sich dies jedoch nicht deutlich.

Die supranucleäre Schicht ist beim Kaninchen infolge ihrer äussersten Feinheit sehr geeignet zur Analyse des Neurofibrillennetzes.

Wie man in der Fig. 1, *a, c* sieht, findet man zwei Arten von Fäden: 1. dicke, in meridionaler Richtung verlaufende, wenig geschlängelte Fasern, welche von dem oberen Fadenknäuel zu dem Neuriten verlaufen; 2. feine, blasse Fasern, welche mit ersteren zu-

sammenhängen und ein Netz mit unregelmässig polygonalen Maschen bilden. Erstere sind wahrscheinlich die primären, letztere die sekundären Neurofibrillen, wie ich sie auch schon in anderen nervösen Zentren beschrieben habe.

Die Erkennung dieser Einzelheiten erfordert natürlich eine genaue Einstellung auf die oberflächliche Schicht der Zelle. In dem Augenblick, in welchem man den Kern sieht, kann man nur den oberen supranucleären Fadenknäuel sehen (Fig. 1, *b* und Fig. 8).

Manche Zellen zeigen eine periphere, helle, vom Fibrillennetz freie oder von einigen gewundenen, granulierten und gewissermassen geschrumpften Fasern durchsetzte Stelle. Diese oberflächlich gelegenen Partien (Fig. 8, *d*) scheinen mir künstlich durch heftige osmotische Vorgänge bedingt zu sein. Die infolge der Fixierungsflüssigkeiten ausgedehnte Zellmembran kann sogar platzen. Ausserdem sind die beschriebenen Veränderungen nicht selten, wenn man sehr dünne Silberlösungen benutzt.

Die in verschiedener Zahl vorhandenen Dendriten entstehen aus der Vereinigung einiger Neurofibrillen; sie bekommen bald ein homogenes Gefüge, welches jedes Erkennen von Einzelheiten unmöglich macht. Zudem werden sie äusserst fein und teilen sich nochmals, nachdem sie die innere plexiforme Schicht erreicht haben; ihre wenig varikösen Äste verlaufen in horizontaler Richtung und vermehren den Dendritenplexus der Molekularschicht. Der sehr feine Neurit scheint nur eine sehr geringe Zahl von Fibrillen zu enthalten. Er verliert sich in der Nervenfaserschicht, indem er sich einem der Nervenbündel anschliesst.

Zwischen den grossen und den kleinen Ganglienzellen gibt es natürlich alle möglichen Übergänge sowohl der Grösse wie dem inneren Aufbau nach. Es kann sogar vorkommen, dass die kleinsten Zellen dieser Art die Silberfärbung gar nicht oder nur in ungenügender Weise annehmen.

c) *Versprengte amakrine Zellen.* Die Schicht der Ganglienzellen enthält, wie ich in einer anderen Arbeit gezeigt habe [24], auch versprengte amakrine Zellen, deren Bau und Aussehen völlig mit demjenigen der gewöhnlichen Spongioblasten übereinstimmt. Durch die neue Methode

färben sich diese Zellen manchmal; sie sind zu erkennen an der geringen Menge des den Kern umgebenden Protoplasmas und an der Feinheit der aufsteigenden Äste. Das hellbraun gefärbte Netz besteht aus einer Lage von wenig weit voneinander entfernten feinen Neurofibrillen, welche ein aus weiten und in vertikaler Richtung gestreckten Maschen bestehendes Netz bilden. Ob ihre Äste aus einer Neurofibrille oder einem Bündel bestehen, kann man nicht sagen, da sie ausserordentlich fein sind und homogen scheinen. Ferner färben sich die versprengten Amakrinen nicht immer.

## II. Schicht der amakrinen Zellen.

Die Zahl der von dieser Schicht gefärbten Zellen ist nicht so gross wie die der Ganglienzellschicht. Doch findet die Reduktion des Silbers konstant statt in einer Anzahl von Elementen, welche zu den grösseren und mittleren gehören.

In den Fig. 1 und 2 habe ich Zellen dieser Art abgebildet, wie sie häufig in meinen Präparaten vorkommen. Man kann eine grosse und eine kleine Art unterscheiden.

a) *Die grosse Art* (Fig. 1, *f*). Sie ist nicht sehr häufig; ihre Gestalt ist halbmond- oder mützenförmig. Der supranucleäre Teil besitzt beinahe gar keine Neurofibrillen, welche sich im unteren Teil der Zelle anhäufen und dort zwei dicke, horizontal verlaufende Bündel bilden, welche von einem zum andern Ast der Zelle verlaufen. Diese sind sehr dick, entspringen von den Polen des Zellkörpers und bilden nach einigen Teilungen in der plexiformen Schicht lange, horizontal verlaufende Äste, welche sich wenigstens in zwei Etagen verästeln. In der Zelle *f* der Fig. 1 bewahren die Äste während einer langen Strecke ein bündelförmiges Aussehen.

b) *Die mittlere und kleine Art* (Fig. 1, *e, g*) zeigen verschiedene Formen, doch sind birnförmige oder ellipsoidische vorherrschend. Das Fibrillennetz ist wie bei den kleineren Ganglienzellen unterhalb des Kerns gelegen, welcher fast den ganzen oberen Teil der Zelle bildet. In der dünnen um den Kern befindlichen Protoplasmaschicht erkennt man ein Netz von polygonalen, ein wenig in vertikaler Richtung verlängerten Maschen, welches einem Korbe ähnelt. Nicht

selten sieht man zwischen den Zügen dieses Netzes einige dickere Fasern, welche den Kern in vertikaler oder wenig schräger Richtung zu umgeben scheinen und sich in den absteigenden Ästen verlieren. Letztere sind fein und entstehen durch das Zusammentreten einiger Fibrillen. Sie dringen in die plexiforme Schicht ein, werden beinahe homogen und erstrecken sich unter dichotomischen Teilungen durch verschiedene Lagen der plexiformen Schicht.

Ausser den gewöhnlichen amakrinen Zellen färbt das Silber manchmal interstitielle Zellen der inneren plexiformen Schicht, deren horizontale, an Neurofibrillen reiche Äste sämtlich Dendritencharakter zu besitzen scheinen. Wahrscheinlich handelt es sich hier um versprengte Spongioblasten, welche seit langem bekannt sind, denn sie färben sich nach verschiedenen Methoden.

Bei den Vögeln (einige Tage alten Sperlingen) gelingt es, müthenförmige zwischen den amakrinen liegende Zellen zu färben, welche wahrscheinlich versprengte Ganglienzellen sind.

### *III. Horizontalzellen.*

Wie Embden gezeigt hat, enthalten diese Elemente eine ungeheure Menge von Neurofibrillen, welche sich mit Bethes Methode gut färben und in sehr dicht gedrängten Bündeln angeordnet sind, so wie es bei den motorischen Ganglienzellen der Fall ist.

Durch die Silbermethode imprägnieren sich diese Zellen sehr konstant bei allen Säugetieren bald in ziegelroter Farbe, bald in hellem, bald in dunklem Braun. Der Farbton hängt hauptsächlich von der angewendeten Fixierungsart ab, er ist jedoch stets etwas mehr rot als in den Ganglienzellen und Amakrinen. Wenn die Imprägnation vollständig ist, so bildet die Gesamtheit der Horizontalzellen innerhalb der äusseren plexiformen Schicht einen Plexus von unerhörter Mannigfaltigkeit und Reichhaltigkeit. In solchem Fall wird die Durcharbeitung sehr schwer und selbst unmöglich, denn die übereinandergelagerten und verflochtenen Äste bilden einen Filz, in welchem nur kleine rundliche oder ovale Lücken übrig bleiben. Dieselben entsprechen, wie man aus den Untersuchungen der Autoren und vor allem von W. Krause weiss, den oberen Teilen der bipolaren Zellen und



den Müllerschen Stützfasern. Um die Textur der Zellen zu studieren, muss man eine Stelle der plexiformen Schicht suchen, in welcher nur einige der Horizontalzellen gefärbt sind, wie es z. B. der Horizontalschnitt der Fig. 9 zeigt.

Das reduzierte Silber färbt alle verschiedenen Arten der Horizontalzellen: a) innere Horizontalzellen, welche gewöhnlich sehr gross sind; b) innere mit starken, absteigendem Dendriten versehene Horizontalzellen; c) äussere stark abgeplattete, kleine Elemente; d) äussere grössere Horizontalzellen mit sehr langen, bandförmigen, tangential verlaufenden Ästen. In meinen Präparaten sind namentlich die letzteren Arten vertreten.

Da die Morphologie und die Verbindungen aller dieser Elemente zur Zeit wohlbekannt sind durch die Untersuchungen von W. Krause, Tartuferi, mir selbst, Dogiel und Kallius, so kann ich mich darauf beschränken, einige Einzelheiten über das Verhalten der Neurofibrillen und der Anordnung der terminalen Dendriten-Plexus beizubringen.

Obwohl alle Horizontalzellen eine beträchtliche Menge von Neurofibrillen enthalten, so muss man doch vorzugsweise die Untersuchung auf die äusseren Zellen richten, deren Zellkörper abgeplattet ist und als dünne Lamelle sehr günstige Bedingung zur Erkennung des intracellulären Netzwerkes darbietet. In diesen Zellen erscheinen die Neurofibrillen als sehr feine, ein wenig granulierte und voneinander durch eine geringe Menge von ungefärbtem Cytoplasma getrennte Fasern. Man muss, um die Fibrillen gut zu erkennen, nicht auf den Kern, sondern auf das über ihm befindliche Protoplasma einstellen. Unter günstigen Verhältnissen kann man in diesem Protoplasma zwei Schichten unterscheiden: eine centrale, dem Kern benachbarte, an Neurofibrillen ziemlich arme, an Cytoplasma reiche Lage und eine periphere, dickere, mit sehr kräftigen Fibrillenbündeln versehene Schicht, welche, wie es Emden erkannt hat, von einem Dendriten in den anderen ziehen, indem sie den Zelleib mehr oder weniger nahe der Peripherie durchsetzen. Innerhalb dieser durchziehenden Bündel sind die Fibrillen, ebenso wie in den Dendriten, so fein und einander so nahe, dass es unmöglich ist, zu entscheiden,

wie ihre wirkliche Anordnung ist. Eine bessere Möglichkeit der Analyse bieten die etwas embryonalen Horizontalzellen der Katze und des wenige Tage alten Kaninchens (Fig. 10). Denn in dieser Zeit ist das Netzwerk etwas lockerer und lässt besser die Zwischenräume zwischen den Fibrillen erkennen. In diesen jungen Zellen (Fig. 10) kann man schon in den perinucleären Plexus gewundene Neurofibrillen von verschiedener Dicke sehen, welche miteinander anastomosieren und ein unregelmässiges Netz bilden, welches manchmal gekreuzt wird durch Bündel primärer Fibrillen.

In die Dendriten hinein setzen sich die Neurofibrillen in Bündel angeordnet fort bis zu den letzten Ästchen, welche nur eine Fibrille enthalten. Im allgemeinen kann man das Fehlen von intracellulären Anastomosen der Neurofibrillen versichern. Die Fibrillenbündel, welche aus gleichartigen Zellen stammen, winden sich manchmal umeinander herum, kreuzen sich oft unter verschiedenen Winkeln, ohne jedoch andere Beziehungen zueinander zu haben, als Kontakt. Über die letzte Endigung der feinsten Äste kann man sich nur schwer unterrichten infolge der ausserordentlichen Feinheit und der Blässe der isolierten Neurofibrillen (Fig. 9, c).

Die Neurofibrillen der grossen inneren und äusseren Horizontalzellen färben sich gleich gut; indessen bietet die ausserordentliche Dicke ihrer Dendriten durch den damit verbundenen Reichtum an Fibrillen ein ernstliches Hindernis für eine befriedigende Analyse. Wie man in der Fig. 1, *h, J* sieht, bilden die sehr starken Körper der inneren Horizontalzellen eine Verdickung, welche zwischen den inneren Körnern liegt und zum grössten Teil vom Kern eingenommen wird. Gewöhnlich und vornehmlich finden sich die Neurofibrillen in dem supranucleären Teil des Zelleibes, von welchem die starken tangential verlaufenden Äste ausgehen. Nur bei den Zellen mit absteigenden Ästen findet man eine dichte Lage von Neurofibrillen unterhalb des Kerns.

Es ist nicht möglich, die fingerförmigen, aufsteigenden Dendriten zu finden, welche die Golgi-Methode an den letzten Ästen der inneren Horizontalzellen färbt. Indessen bemerkt man manchmal hier und da an Querschnitten der Netzhaut einzelne feine, aufsteigende Anhänge (Fig. 2, *i*), welche schon von Embden erwähnt sind und welche viel-

leicht der Achse der sogenannten fingerförmigen Ästchen entsprechen.

Den Neuriten sieht man oft vom Zellkörper, noch öfter jedoch von einem dicken Dendriten entspringen (Fig. 10, *a*, 9, *a*). Man erkennt ihn an seiner verhältnismässigen Feinheit und der gedrängten Lagerung seiner Neurofibrillen und an der etwas intensiveren Färbung, welche er im Anfang seines Verlaufs besitzt. Leider wird er in einiger Entfernung von seinem Ursprung allmählich blasser, so dass es unmöglich wird, ihn in seinem ganzen Verlauf zu verfolgen. Dasselbe gilt von den feineren äusseren Horizontalzellen, deren Neurit nur dicht an seinem Ursprung das Silber stärker aufnimmt. Dass in dieser Beziehung die Methode von Bethe nicht mehr leistet, kann man aus der Beschreibung und den Figuren Emdens schliessen.

*Dendritenplexus.* Eine der in der Retina vorhandenen Strukturen, welche durch die Silbermethode sehr deutlich gemacht wird, ist der horizontale Dendritenplexus, welcher sich innerhalb der äusseren plexiformen Schicht findet und welcher seit langem durch die Untersuchungen verschiedener Autoren bekannt ist.

In meinen Präparaten (wesentlich senkrechten Durchschnitten) erkennt man zwei übereinander gelagerte Dendritenplexus: einen *inneren*, sehr dichten, gebildet aus den sich kreuzenden dicken Ästen der grossen inneren und der grossen äusseren Horizontalzellen (Fig. 1, *h*), und einen *äusseren*, welcher aus den Ästen der kleinen äusseren Horizontalzellen und auch aus den aufsteigenden Ästchen der inneren Horizontalzellen gebildet wird (Fig. 1, *i*).

Die Züge des inneren Plexus sind oft ausserordentlich dick, oft noch stärker als die Zellkörper, was den Zellen, aus welchen sie entspringen, ein eigenartiges Aussehen verleiht und was bei der Golgi- und Methylenblau-Methode nicht so deutlich herauskommt. Sie sind auch noch versehen mit eckigen chiasmaartigen Verbreiterungen, in welchen die wichtigsten Teilungen stattfinden, ferner zeigen sie am Rande Spitzen oder Dreiecke, von welchen die dünnen sekundären Äste entspringen. Alle diese Zweige ändern oft ihre Verlaufsrichtung, so dass ihre Verästelungsart hirschhornartig ist, sie ziehen zu den Protoplasmastämmen anderer ähnlicher Zellen und bilden so einen

Plexus von groben polygonalen Maschen, in welchem ein anderer kleinmaschiger Plexus liegt, der aus den sekundären Ästen gebildet wird. In diesem Plexus findet man täuschende Bilder von intracellulären Anastomosen. Diese von Dogiel, Renaut, Emden und anderen beschriebenen Verbindungen halten der Untersuchung durch ein gutes Immersionssystem und einer sorgfältigen Einstellung der Dendriten nicht stand. Die Untersuchung gut gefärbter Horizontalschnitte zeigt das Vorhandensein von Dendriten, welche während einer weiten Strecke einander dicht anliegen, von Verästelungen, welche sich unter verschiedenen Winkeln kreuzen und in innigen Kontakt miteinander treten, zeigt jedoch keine Kontinuität zwischen den einzelnen Zellen. In dieser Hinsicht ist die Färbung der Neurofibrillen weit überlegen der Golgi- und der Methylenblau-Methode, denn diese haben den Fehler, oft die intercelluläre Kittsubstanz zu färben an den Stellen, wo sich die Zellenausläufer berühren, und täuschen bei minder sorgfältiger Untersuchung eine tatsächliche Kontinuität vor, selbst da, wo es sich nur um Kontiguität handelt. In den Präparaten dagegen, welche die Neurofibrillen zeigen, findet man stets, wie nahe auch die Neurofibrillenbündel der verschiedenen Zellen aneinander liegen, etwas zwischenliegende Substanz, nämlich die Zellmembran und das darunter befindliche Cytoplasma. Selbstverständlich ist das Objektiv 1,30 oder 1,40 Zeiss' Apochromat notwendig, um nicht in Irrtümer zu verfallen. Übrigens sieht man in Fig. 9 diese scheinbaren Anastomosen, welche indessen den nicht voreingenommenen Untersucher nicht irreführen können.

*Der oberflächliche Plexus* ist enger und reichhaltiger. Er liegt unmittelbar unter den Endigungen der Stäbchen- und Zapfensehzellen. Er entsteht aus der Durchkreuzung der letzten Ästchen der inneren und aus den Ausbreitungen der kleinsten äusseren Horizontalzellen. In gut gefärbten Präparaten kann dieser Plexus selbst auf Flachschnitten leicht erkannt werden, denn seine Fasern färben sich etwas dunkler als die dicken darunterliegenden Dendriten (Fig. 9, c). Man sieht auch oft, dass ein kleiner Teil dieser feinen Fasern an der oberen Oberfläche der grossen Horizontalzellen liegt, von welchen sie durch die Farbe unterschieden werden können.



Ebenso wie in dem unteren Plexus ist es hier unmöglich, Anastomosen zu erkennen. Ebenso wenig kann ich das vor langer Zeit von Dogiel beschriebene Netz feiner Fasern bestätigen; es ist auch in den Präparaten von Embden und van der Stricht nicht vorhanden.

*Andere Elemente der Netzhaut.* Die Stäbchen- und Zapfensehzellen und die Bipolaren zeigen gewöhnlich keine Affinität zum Silber. Alle diese Zellen sind gleichmässig durchsichtig gelb gefärbt und bilden einen Grund, von welchem sich die anderen Elemente der Netzhaut wunderbar abheben. So ist es wenigstens der Fall bei Fixation mit schwachen (0,75 %—1,5 %) Silberlösungen. Wenn man indessen wie van der Stricht stärkere (ca. 3 % und stärkere) Lösungen verwendet, so erhält man manchmal eine Färbung der Neurofibrillen innerhalb der Bipolaren, deren Gestalt vollkommen übereinstimmt mit der bei Golgi- und Methylenblau-Präparaten gefundenen. Ich habe manchmal die für die Zapfensehzellen bestimmten Bipolaren imprägniert erhalten.

Eine weniger unsichere Färbung nehmen die Stäbchen- und Zapfen-Innenglieder an (Fig. 1, *h*). Die übrigens nur wenig intensive Färbung färbt namentlich den oberen Teil des Ellipsoids von W. Krause (Fadenapparat von M. Schultze), welcher von einer Membran umgeben ist. Ausserdem zeigt sich in den Präparaten (von Kaninchen, Meerschweinchen) ein eigentümlicher Befund darin, dass innerhalb der äusseren Spitze des Ellipsoids ein feines, dunkelbraun gefärbtes, homogenes, ein wenig gestrecktes Körperchen (Fig. 1, *l*) liegt. Dieses Körnchen, welches einem Micrococcus ähnlich ist, liegt bald in der Achse des äusseren Teils des Ellipsoids, bald ein wenig seitlich, aber stets in der Nähe der Membran.

*Kernkörperchen.* Meine Imprägnation färbt namentlich bei Verwendung dünner (0,75 %—1,5 %) Silberlösungen in dunklem Braun die im Innern der Nucleolen befindlichen Kügelchen. Es wird nicht überflüssig sein, kurz die Lage dieser Gebilde in den verschiedenen Elementen der Netzhaut zu beschreiben (Fig. 1, 2).

a) *Ganglienzellen.* Sie sind am reichsten an Kernkörperchen, von denen sie ein, zwei oder drei gesonderte Gruppen besitzen. Gewöhnlich enthält der grösste Nucleolus (Meerschweinchen, Kaninchen, Katze)

ca. 4—6 Kügelchen. Manchmal findet man einen grossen Haufen und einen so kleinen, dass er nur ein einziges Körnchen enthält. Ausser den Kernkügelchen, welche sich mit dem Silber intensiv färben, findet man noch andere feinere und blasser gefärbte Granula, welche ich [3] als accessorische Körperchen bezeichnet habe. Es braucht wohl kaum gesagt zu werden, dass die kleinen Ganglienzellen eine geringere Zahl von Nucleolenkügelchen enthalten (Fig. 1, *b*).

*b) Amakrine Zellen.* Sie unterscheiden sich von den vorhergehenden durch die Kleinheit der Kernkörperchen, in denen man oft 2—3 Kügelchen bemerkt, abgesehen von den kleinsten Zellen, welche nur eins besitzen. In den ganz grossen Amakrinen ist die Zahl der Kerngranula grösser.

*c) Bipolaren sowie Stäbchen- und Zapfensehzellen.* Der Kern aller dieser Elemente enthält gewöhnlich ein Kernkörperchen, welches aus einem Kügelchen besteht; doch ist es in den Bipolaren grösser als in den Sehzellen (Fig. 1). Manchmal findet man auch andere feine Granula, wahrscheinlich accessorische Körperchen, welche blasser gefärbt sind. Die Körner der Zapfen haben schon mehr als ein Kernkörperchen und zwei oder drei accessorische Körperchen.

*d) Horizontalzellen.* Ihrer Grösse entsprechend enthalten sie zwei oder drei Nucleolenhaufen, deren Körnchenzahl in den verschiedenen Zellen verschieden ist. Accessorische Körperchen sind auch vorhanden.

Fassen wir die Befunde über die Nucleolen zusammen, so sehen wir in allen oder in fast allen Kernen zwei Arten von imprägnierten Körnchen: a) dunkle Kernkörperchen oder Hauptkörperchen, b) accessorische Körperchen oder helle Granula. Erstere lösen sich in Alkohol (ammoniakalischem Alkohol) auf, während letztere es nicht tun. Man kann sagen, dass die Menge der Nucleolengranula oder Nucleolenkügelchen im Verhältnis steht zur Grösse der Zelle.

Schliesslich ist die Untersuchung des Nervenzellen-Nucleolus noch nicht erschöpft. Ich habe Verschiedenheiten entsprechend den verschiedenen Tieren und dem Grad der Entwicklung des Nervengewebes gefunden. Es würde interessant sein, die Gesetze aufzusuchen, welche diese Verschiedenheiten bewirken.

### Neurofibrillo-Genesis.

Die Differenzierung des Protoplasmas der Nerzenzelle in ein fädiges Netzwerk, welches eine Verwandtschaft zum reduzierten Silber besitzt, ist eine spät eintretende Erscheinung, welche dem Beginn der funktionellen Tätigkeit vorangeht.

Man findet schon Spuren des Retikulums in den Ganglienzellen und Horizontalzellen von neugeborenen Kaninchen und Katzen. In dessen erkennt man erst am 4. oder 6. Tag (Katze, Kaninchen) gut ausgebildete Neurofibrillen in einer grösseren Zahl von Zellen, deren Anordnung nicht sehr verschieden ist von derjenigen der erwachsenen Netzhaut.

So erscheint in Fig. 2, welche einen Schnitt durch die Netzhaut eines 6 Tage alten Kaninchens darstellt, das Neurofibrillennetz beinahe gleichzeitig in den Ganglienzellen, den grossen Amakrinen und den grossen Horizontalzellen.

*Ganglienzellen.* Eine vollständige Differenzierung der Neurofibrillen sieht man nur in den grössten Zellen; die mittleren und kleinen haben noch ein sehr embryonales Aussehen, denn sie haben noch kein differenzierbares Netz oder sie haben nur vereinzelte, blass gefärbte Fibrillen. Der Nucleolus besteht aus drei oder mehr Häufchen, deren Granula sich schwarz färben. In den mit Reticulum versehenen Zellen sieht man, dass es zunächst beinahe ausschliesslich in der supranucleären Zone vorhanden ist; es zeigt infolgedessen eine Anordnung, welche wir schon in den kleinen Zellen des erwachsenen Tieres gesehen haben. Von dem oberen Neurofibrillen-Gitter gehen aufsteigende Stränge aus, welche die Dendriten bilden, sowie ein kleines absteigendes Bündel, welches an der Seite des Kernes herabzieht (Fig. 2) und in den Neuriten übergeht, in welchem man es bis zur Nervenfaserschicht verfolgen kann. In bestimmten Elementen scheint der zum Neuriten ziehende Fibrillenstrang von einer primären Faser gebildet zu sein. Manchmal (dies entspricht einem weiter entwickelten Zustand) sieht man ausser dem absteigenden Bündel einige feine, blasse Fäden in schiefer oder querer Richtung um ein seitliches Segment des Kernes herumziehen und mit den absteigenden Neurofibrillen

anastomosieren. Die in die Dendriten ziehenden Fibrillen drängen sich so dicht aneinander, dass man keine Längsstreifung erkennen kann. Diese Dendriten sind infolge ihres Verlaufs durch die innere plexiforme Schicht sehr gewunden und mit Varikositäten versehen, welche vielleicht eine *postmortale* Veränderung darstellen. Ferner sind in der genannten Schicht schon drei oder mehr übereinander gelagerte Dendritenplexus vorhanden (Fig. 2, *J*).

*Amakrine Zellen.* Eine analoge Anordnung kann leicht in den grossen Spongioblasten erkannt werden. Ebenso wie in den Ganglienzellen erscheint das der Abgangsstelle der Dendriten entgegengesetzte Stück der Zelle ganz oder fast frei vom Fibrillennetz, welches an dem unteren Teil des Protoplasmas zuerst erscheint und sich in die Ausläufer der Zelle fortsetzt. An weiter entwickelten Zellen sieht man schon ein Gitter von sehr locker liegenden und gewundenen Fäden, welche den Seitenflächen des Zellkörpers parallel laufen, und in einem noch weiter entwickelten Stadium erreichen die Fäden das obere Ende der Zelle. Der Bau der Spongioblasten wird an Flachschnitten noch besser erkannt wie an Querschnitten. Wie man in Fig. 5, *a* sieht, enthält der Spongioblast eine netzige, aus unregelmässigen und engen Maschen bestehende Platte, nach welcher die aus den Dendriten kommenden Neurofibrillen konvergieren und in welcher sie sich verästeln. In der Zelle Fig. 6, *b* besteht das sehr einfache Netz aus Fäden, welche von einem Dendriten zum anderen ziehen. Endlich findet man noch andere etwas kompliziertere Anordnungen, in denen (Fig. 7) zwei Arten von Fäden (primäre und sekundäre) sich unterscheiden lassen.

*Horizontalzellen.* Die grossen und mittleren Elemente bei Katzen und Kaninchen über 4 Tage zeigen schon oberhalb des Kerns sehr kräftige Neurofibrillenbündel, welche horizontal verlaufen und von einem Dendriten in den andern zu ziehen scheinen. Wie in den vorher geschilderten Zellen zeigt namentlich der distale Abschnitt des Protoplasmas, d. h. die Gegend, in welcher die Dendriten entspringen müssen, in den weniger entwickelten Elementen die ersten Neurofibrillen-Anordnungen. Trotz der Kompliziertheit des gut entwickelten Horizontalplexus zeigen Flachschnitte, dass die Dendriten viel kürzer und ärmer an Neurofibrillen sind, als es bei den erwachsenen Zellen



der Fall ist. Nach Art der anderen nervösen Elemente (Rückenmark, Gehirn usw.) nehmen also die Neurofibrillen der Netzhaut durch allmähliche Verlängerung ihrer Dendritenenden und durch Apposition, d. h. durch fortdauernde Angliederung neuer aus dem Protoplasma differenzierter Fibrillen, an Länge zu. *Infolge der Armut der Dendriten an sekundären Ästen kann man an jungen Zellen viel leichter als an erwachsenen die Individualität des einzelnen Neurons zeigen.*

Fassen wir die Ergebnisse der histogenetischen Untersuchung zusammen, so ergibt sich trotz der Unvollständigkeit folgendes:

1. Die Differenzierung der Neurofibrillen beginnt innerhalb der Neuronen an der Abgangsstelle der Dendriten, in den anderen Teilen der Zelle bilden sie sich viel später.

2. Die Bildung der Neurofibrillen geht früher vor sich, als die Funktion beginnt, so dass zu der Zeit, in welcher sich bei den kleinen Säugetieren die Augenlider öffnen und das Licht die Retina erreicht, das Fibrillennetz der Neuronen beinahe so wie beim Erwachsenen gebaut ist.

#### Gedanken über die physiologische Bedeutung der Neurofibrillen.

Apathy und Bethe, die Entdecker der Neurofibrillen, haben bekanntlich dieselben nicht nur als leitenden Apparat, sondern sogar als einiges leitendes Organ im Protoplasma des Neurons angesehen. Diese Anschauung ist *a priori* angenommen, indem sie auf einem noch nicht bewiesenen Postulat basiert ist, nämlich, dass in den Nervenzellen nur die festen fädigen Organe, welche im allgemeinen an die Anordnung der Drähte der Telegraphenapparate erinnern, fähig sind, den Nervenreiz zu leiten. Die Membran, das Cytoplasma, die Tigroidkörper wären völlig ausgeschlossen von der Leitung. Dies ist eine Behauptung, welche nicht übereinstimmt mit den Tatsachen und den positiven und gerechtfertigten Schlüssen, welche wir über die Organisation und die Physiologie der Netzhaut besitzen.

Wenn es in der Tat ein Organ gibt, von welchem wir in befriedigender Weise den Weg der nervösen Reize kennen, so ist es die Netzhaut. Es steht ausser Zweifel, dass der wesentliche Teil der zuführenden Schwelle in der Retina von aussen nach innen gehen muss.

d. h. senkrecht zu ihren Schichten, weil sie in den Stäbchen und Zapfen entsteht und weil sie dann durch Vermittlung der Bipolaren auf die Ganglienzellen übergeht. Bei der Annahme, dass die Fibrillen verschiedener Zellen nicht miteinander anastomosieren und der Neurofibrillen-Apparat ausschliesslich die Leitung übernimmt, müsste, damit die anatomischen Tatsachen den physiologischen Leistungen entsprächen, das System der radial verlaufenden Neurofibrillen überwiegen und die horizontal verlaufenden Neurofibrillen bei weitem übertreffen. Indessen finden wir das Gegenteil hiervon. Die oberflächlichste Untersuchung zeigt, dass radial verlaufende Neurofibrillen, vornehmlich in den Neuriten (absteigender Ast der Bipolaren, Neurit der Ganglienzellen) vorhanden, erheblich in der Minderheit sind gegenüber den schief und horizontal verlaufenden Fibrillen, d. h. gegenüber denjenigen, welche in dem Neuriten nicht vertreten zu sein scheinen, da sie sich in den plexiformen Schichten ausbreiten (bei Annahme einer Isolation der Neurofibrillen). Diese Anordnung stimmt völlig überein mit derjenigen innerhalb der einzelnen Zelle, denn, wie bekannt, ist die Zahl der Neurofibrillen des Zellkörpers und der Dendriten geradezu ungeheuer gegenüber der geringen Menge, welche in den Achsencylinder gelangen. Schon Emden hat sich, über diese Tatsache verwundert, welche für die Schulweisheit etwas störend ist, gezwungen gesehen, anzunehmen, dass die Ganglienzellen des Ganglion Nervi optici nicht allein der radiären Weiterleitung der Erregung dienen, sondern noch (vermittels der horizontal verlaufenden Neurofibrillen, welche in der inneren plexiformen Schicht verlaufen) horizontale Wege bilden könnten, in denen sich noch unbekannte Vorgänge abspielen.

Um aber konsequent zu sein und der Hypothese von Bethe treu zu bleiben, genügt es nicht, das Vorhandensein weniger transversaler Ströme zu versichern; man müsste vielmehr hinzufügen, dass bei Erregung eines Zapfens der grössere Teil des durch den Lichtreiz hervorgerufenen Nervenstroms sich notwendig in transversaler Richtung fortpflanzen muss auf die Neurofibrillen der horizontal verlaufenden Dendriten, der Horizontalzellen und der Zellen des Ganglion opticum. Da man auf Grund der genannten Hypothese das Vorhandensein substantieller direkter oder indirekter Verbindungen zwischen den Neuro-

fibrillen, den horizontalen Dendriten und den unteren Ästen der Bipolaren voraussetzt, so ist man noch gezwungen, anzunehmen, dass die kollateralen Wellen nach grösserem oder kleinerem Umweg schliesslich zum Nervus opticus gelangen, wodurch die Genauigkeit der Lokalisation innerhalb der Retina völlig unbegreiflich würde.

Man könnte hierauf antworten, dass diese Verteilung der Erregung, welche so störend ist, nur in den peripherischen Teilen der Netzhaut, nicht aber in der Macula und der Fovea centralis vorhanden wäre. Indessen haben mir Untersuchungen, welche ich an Vögeln und neuerdings an Affen vorgenommen habe, gezeigt, dass die queren Wege, welche durch die Dendriten der Horizontalzellen und der Ganglienzellen gebildet werden, auch an den Rändern der Fovea centralis vorhanden sind.

Bei diesen Überlegungen haben wir Bethes Hypothese von ihrer günstigsten Seite betrachtet und die Realität von drei durchaus nicht bewiesenen Punkten angenommen: 1. Das Vorhandensein von Neurofibrillen in den Stäbchen und Zapfen, welche man für nicht darstellbar anerkennt auf Grund der angenommenen Insuffizienz der Methode. 2. Die Anwesenheit eines eingeschalteten nervösen Apparates von netzförmiger Anordnung, welcher die Neurofibrillen der Bipolaren auf der einen Seite mit den Sehzellen, auf der anderen Seite mit den Dendriten und Körpern der Ganglienzellen verbindet, ein ausserordentlich weitgehendes und mit den durch sorgfältigste Untersuchung gewonnenen Beobachtungstatsachen nicht übereinstimmendes Zugeständnis. 3. Die Abwesenheit des queren Verlaufs der Neurofibrillen.<sup>1)</sup>

Um die grossen Schwierigkeiten zu vermeiden, welche sich aus Bethes Annahme ergeben (nicht allein für die Retina, sondern auch

---

<sup>1)</sup> Die ausschliessliche Leitungstätigkeit der Neurofibrillen in der Längsrichtung, die logische Folge der Hypothese von Bethe und Apathy, ist völlig in Widerspruch mit zwei anatomischen Tatsachen, welche ich kürzlich ausgesprochen und deren theoretische Bedeutung niemandem entgehen wird; nämlich 1. das Vorhandensein von Schleifen und Körben bei den terminalen Anschwellungen der Moosfasern des Kleinhirns, wobei jede Unterbrechung der Neurofibrillen fehlt; 2. das Vorhandensein von Neurofibrillenbögen und geschlossenen Netzen an den Nervenzweigen der motorischen Endplatten (bei Säugetieren und Vögeln). In diesen Fällen ist man gezwungen, anzunehmen, dass die nervöse Entladung senkrecht zu den Neurofibrillen vor sich geht.

für alle Nervencentren), bleibt meiner Meinung nach nur eine einfache Lösung übrig, zurückzugreifen auf die Neuronenlehre, welche gewisse Gelehrte, ich weiss nicht warum, aufgegeben haben, denn sie haben niemals den vollen Beweis für das Vorhandensein der Netze zwischen den Zellen erbracht. Es wird ferner nötig sein, die Neurofibrillenlehre zu reinigen von den anatomischen und physiologischen Irrtümern, welche sie zur Zeit unannehmbar machen. Um jedoch die neue Tatsache des Vorhandenseins der Neurofibrillen einzufügen in die Neuronenlehre, wird es nötig sein, zu verzichten auf die Idee von der Unabhängigkeit der Neurofibrillen, welche nur in longitudinaler Richtung leitend sind und in Übereinstimmung mit den zwingendsten Beobachtungen anzunehmen, dass der fädige Apparat der Zellen netzförmig angeordnet ist, in welchem die zuführenden und abführenden Neurofibrillen endigen. Schliesslich drängt sich bei der Selbständigkeit der Nervenzellen und dem Vorhandensein pericellulärer und peridendritischer Plexus die Annahme einer Induktionswirkung in die Ferne auf (um den Übergang des Nervenstroms von einem Neuron auf das andere zu verstehen), eine Wirkung, welche vielleicht erklärt werden kann durch das Freiwerden einer erregenden Substanz an den Nervenenden, wenn man nicht einfach die Leitungsfähigkeit der Zellmembran und des Cytoplasma annehmen will.

Nur unter dieser Bedingung kann man, unter Berücksichtigung der durch die neueren Untersuchungen gewonnenen Ergebnisse, dem Neurofibrillennetz eine physiologische Bedeutung zuerkennen.

Trotz aller dieser mehr oder weniger glücklichen dynamischen Erklärungsversuche der feineren Anatomie der Retina bleiben noch zahlreiche Punkte aufzuklären.

Ich erinnere an die Bedeutung der Horizontalzellen, deren ausserordentlich grosse Menge, deren Lage und Ausbreitung sowie Neuritenendigung in Widerspruch zu stehen scheint mit der analytischen Qualität der Sehempfindung. Eine horizontale Ausbreitung der Erregung scheint in der Tat die Individualität der antero-posterioren Bahnen zu benachteiligen. Ich habe hier nicht die Absicht, diese schwierige Frage anzuschneiden, welche im Grunde nur ein Teil der allgemeinen Frage nach der physiologischen Bedeutung der mit kurzen



Neuriten versehenen Nervelemente ist. Ich will nur daran erinnern, dass es nach den Untersuchungen, welche ich über die Verteilung und die Verbindung dieser Zellen gemacht habe, unmöglich ist, sie wie bisher zu betrachten als Neuronen, welche zwischen die zuleitenden oder wegleitenden Hauptbahnen der Nervenzentren eingeschaltet sind. Im Kleinhirn, in der pons Varoli, im bulbus olfactorius und im Grosshirn sind sie im Gegenteil neben den genannten Bahnen gelegen und bilden dort accessorische Bögen, deren cellulipetale Ausbreitungen mit den sensoriiellen oder zuführenden Fasern und deren Neurit mit den einen langen Achsenzylinder besitzenden Zellen, d. h. mit dem Anfang der abführenden oder zentrifugalen Bahnen in Kontakt tritt. Dieses besondere Verhältnis, welches wir in gleicher Weise in der Retina annehmen können, scheint nur zu zeigen, dass die mit kurzen Neuriten versehenen Zellen in der Nervenphysiologie eine ganz besondere Stellung einnehmen, welche nichts zu tun hat mit der Assoziation, welche Monakow und ich selber ihnen zuerteilt haben. Könnten sie nicht, um es kurz zu sagen, Erzeugungsapparate für nervöse Kraft darstellen, eine Art von Kondensatoren, welche neben den Hauptartikulationen der Neuronen vorhanden sind, deren Ströme eine hohe Spannung erreichen müssen? Dies ist eine Idee, welche ich in einigen Arbeiten [20 u. 21] ausgesprochen habe, und welche gut passt zu der Morphologie und der Verteilung dieser Elemente in allen Zentren. Leider ist dies aber nur eine Idee, welche noch des experimentellen Beweises ermangelt.

---

#### Untersuchungs-Methoden.

Meine Färbungsmethoden für die Neurofibrillen sind schon mit allen Einzelheiten veröffentlicht. Der Leser, welcher die Technik *in extenso* kennen zu lernen wünscht, sei auf meine ausführliche Arbeit über die Neurofibrillen [3] verwiesen und auf die Zusätze, welche in den Trab. d. Lab. d. Invest. biol. in diesem Jahre erschienen sind [22, 23].

Hier will ich mich darauf beschränken, kurz zwei Methoden anzugeben, welche ich hauptsächlich für die Netzhaut angewendet habe, welche sehr sicher sind und klare Bilder geben.

*I. Methode:*

1. Frische Stücke von Netzhaut und Sclera werden 3 Tage lang im Wärmeofen bei  $30\text{--}35^{\circ}\text{C}$  in einer  $1,5\%$  Lösung von Arg. nitricum gelassen. (Man kann auch  $0,75\%$ — $3\%$  Lösungen verwenden.)

2. Waschen in Aqua dest. wenige Sekunden und Einlegen auf 24 Stunden in folgende Mischung: Aqua dest. 100 ccm, Hydrochinon oder Pyrogallussäure 1 g, Formol 5—10 ccm.

3. Waschen der Stücke in Aqua dest. wenige Minuten, Härtung in steigendem Alkohol, Einschluss in Celloidin, Aufhellen in Origanumöl, Einschluss in Dammarharz, welches in Xylol gelöst ist.

Die Schnitte sind sehr durchsichtig und hellgelb oder auch etwas rötlich. Von dem durchsichtigen Grund heben sich die kaffee- oder schokoladenbraun gefärbten Neuronen und ihre Äste ab, welche man mit der grössten Leichtigkeit verfolgen kann. Die Imprägnation betrifft gewöhnlich alle Zellen, welche ein differenziertes Neurofibrillennetz besitzen. So besitzen die innere und äussere plexiforme Schicht eine ungeheure Menge von Dendriten, welche oft die Analyse schwierig machen. Trotzdem trifft man ebenso wie bei der Golgi-Methode (aber viel seltener bei der Fibrillenfärbung) Stellen, an welchen nur einige Zellen oder nur eine bestimmte Zellart gefärbt sind. Solche Stellen sind geeigneter zur genauen Untersuchung.

Die Dauer und Wirkung der Temperatur sind ebenso wie die Konzentration der Silberlösung nicht unwesentlich für das Resultat. Je länger die Stücke im Ofen bleiben, desto mehr läuft man Gefahr, Imprägnationen ohne Kontrast zwischen Grund und Fibrillen zu erhalten. Im allgemeinen gilt, dass bei einer Temperatur, welche nicht über  $32^{\circ}\text{C}$  hinausgeht, die Reife der Stücke (Zeitpunkt des grössten Kontrastes) zwischen dem 3. und 4. Tag erreicht ist.

In Bezug auf die Konzentration des Silbers ist zu bemerken, dass starke Lösungen ( $3\%$ ) sehr gute Fixierung, aber geringere Kontraste als weniger starke Lösungen ( $1\text{--}1,5\%$ ) bewirken. Die  $75\%$  Lösung gibt eine sehr intensive und kontrastreiche Färbung des Netzes, jedoch schrumpft bei ihrer Anwendung das Protoplasma zu sehr, so dass oft eine Lücke zwischen Zellmembran und Neurofibrillenplexus entsteht. Deswegen habe ich hauptsächlich Lösungen von  $1,2\%$  oder  $1,5\%$  verwendet,

namentlich bei der dünnen Netzhaut von Kaninchen und Meer-schweinchen. Dicke Retinae, welche eine grosse Menge von Argentum nitricum absorbieren, verlangen, wenn der Inhalt der Flasche nicht gross ist, höhere Konzentrationen.

## II. Methode.

*Fixierung durch Ammoniak-Alkohol.* Wenn ich die grossen Netzhautzellen der grossen Säugetiere (Hund, Schaf, Pferd usw.) färben will, benutze ich folgende Methode, welche dadurch von der vorhergehenden verschieden ist, dass man vor der Färbung durch Argentum nitr. die Stücke mit einem schwach ammoniakalischen Alkohol fixiert nach folgender Vorschrift:

1. Die Netzhautstücke kommen für 24 Stunden in eine Mischung von 50 ccm Alkohol 96 % und 5 Tropfen Ammoniak.

2. Abspülen einige Sekunden in Aqua dest. und Einlegen in eine 1 % Lösung von Arg. nitr. auf ungefähr 4 Tage in den auf 30 ° C geheizten Wärmeofen.

3. Reduktion, Härtung, Einbettung usw. wie bei Methode I.

Manchmal setze ich zur Fixierungsflüssigkeit 5 Teile Glycerin auf 100 Teile Flüssigkeit zu. Dies scheint den Grund durchsichtiger zu machen. Wenn man dem Reduktionsbad 20 Teile Alkohol 96 % auf 100 ccm zusetzt, scheint der Unterschied zwischen dem Grund und den Neurofibrillen ein wenig grösser zu werden. Schliesslich sind diese kleinen Modifikationen nicht notwendig.

Bei dieser Methode der alkalischen Fixierung färben sich hauptsächlich die grossen Ganglienzellen und die Horizontalzellen oft schokoladenbraun; für die mittleren und kleinen Ganglienzellen ist sie nicht so gut wie Methode I. Es scheint, dass das Fibrillennetz der kleinen Zellen durch die alkalische Flüssigkeit alteriert wird, denn es nimmt oft das Silber nicht an.

Die beiden Methoden, welche ich empfehle, geben auch bei den Nervenzentren gute Resultate, wenn man das Silber einen oder zwei Tage länger einwirken lässt. Ich habe sehr oft zugleich mit den Zellen der Netzhaut sehr gute Färbungen der Neurofibrillen in den motorischen Nervenendigungen der Augenmuskeln (junge Kaninchen,

einige Tage alte Sperlinge usw.) sowie der elastischen Fasern und der Muskelfasern erhalten. In den Muskelfasern sieht man ausser den dunklen Querstreifen ein interfibrilläres Netz, welches wahrscheinlich dem Sarcoplasma entspricht. Von diesen Ergebnissen der Silberfärbung will ich jedoch in einer anderen Arbeit sprechen.

Die *Theorie der Methode* ist noch nicht gegeben. Man müsste noch andere Untersuchungen anstellen, um zu ermitteln, was im Neurofibrillennetz während der Reifung und der Reduktion vor sich geht. Vorläufig kann man sich vorstellen, dass es eine Proteinsubstanz (Plastin?) enthält, welche sich leicht mit dem Silber verbindet und welche nur in geringem Masse in den anderen Organen der Zelle sich findet mit Ausnahme des Nucleolus, welcher sich auch sehr stark färbt. Diese organische Silberverbindung erleidet in der Dunkelheit unter dem Einfluss der Wärme eine molekulare Veränderung, welche wahrscheinlich der Anfang der Reduktion ist. Bei Gegenwart eines reduzierenden Mittels geht die Reduktion der organischen Silberverbindung vollständig vor sich unter gleichzeitiger Mitwirkung des Silbernitrates, welches beinahe den ganzen Niederschlag bildet. Denn man muss sich erinnern, dass die selektive Färbung völlig fehlt, wenn man vor der Reduktion aus den Stücken alles Silbersalz auszieht. Obwohl die Pyrogallussäure allein schon das Silbernitrat fällt, ist es doch möglich, dass auch die alkalischen Teile der Gewebe dabei mitwirken, dadurch dass sie die Salzsäure festhalten und die Reduktion unterstützen.

Der schwierigste Punkt der Imprägnation betrifft die Reifung der organischen Verbindung. Man muss in jedem einzelnen Fall die günstigste Zeit für die Reduktion feststellen. Ich habe schon gesagt, dass ein zu langes Verweilen ebenso wie ein zu kurzer Aufenthalt oft die Ursache von Misserfolgen ist. Die Wirkung der Wärme (Reifung) ist wohl vergleichbar dem Einfluss des Lichtes auf die photographische Platte, welche, wie bekannt, durch zu lange Exposition verdirbt und ein kontrastloses Bild liefert.

Indessen sind, trotz der Einfachheit der Methode und ihrer konstanten Resultate, nicht alle Präparate gleich gut in Bezug auf die Schärfe der Neurofibrillen und die Vollständigkeit der Färbung.



Hierbei sind zweifellos Verschiedenheiten vorhanden je nach dem verwendeten Tier und seinem Alter (bei jungen Tieren ist die Reaktion gewöhnlich stärker), sowie nach verschiedenen noch unbekannten Richtungen. Man erhält Präparate, in denen die Interfibrillärsubstanz mehr oder weniger dunkel gefärbt ist, so dass der Kontrast zwischen ihr und den Neurofibrillen mehr oder weniger schwindet. Manchmal ist die Färbung brauchbar, aber ein wenig körnig infolge ungenügenden Verweilens der Stücke im Ofen; in anderen Fällen, und zwar glücklicherweise nicht als Ausnahme, ist die Färbung sehr klar und deutlich, indem das gefärbte Neurofibrillennetz vom durchsichtigen gelben Grund sich abhebt. Solche Präparate werden natürlich hauptsächlich untersucht.<sup>1)</sup>

Madrid, 24. Juni 1904.

---

<sup>1)</sup> Während des Druckes dieser Mitteilung erschien eine Arbeit von Herrn Guido Sala [25] über denselben Gegenstand und unter Anwendung derselben Untersuchungsmethoden. Ich konnte diese interessante Abhandlung, in welcher eine neue Tatsache, die Endigung gewisser Dendriten der Horizontalzellen an den Blutgefäßen der äusseren plexiformen Schicht, hier nicht mehr ausführlich würdigen. Diese Anordnung kommt vielleicht nicht allgemein vor, denn ich habe sie in meinen zahlreichen Präparaten der Retina von Hund, Kaninchen, Schaf nicht gefunden.

---

## Figurenerklärung.

### Tafel VII.

Beinahe alle Figuren sind gezeichnet mit dem Zeiss-Apochromat 1,30 und Kompensationsokular 8 und 12. Die Vergrößerung der einzelnen Zeichnungen ist demnach verschieden.

Fig. 1. Schnitt durch die Netzhaut vom erwachsenen Kaninchen. Imprägnation mit Arg. nitr. I. Methode. Schnittrichtung etwas schief, damit die äussere plexiforme Schicht etwas breiter und ihr Aufbau etwas deutlicher sichtbar wird. — *a, c* = mittlere Ganglienzellen; *b, d* = kleinere Zellen derselben Art; *e, f, g* = amakrine Zellen; *h* = innerer Plexus der plexiformen Schicht; *i* = äusserer Plexus; *k* = Innenglied der Stäbchen; *l* = Körnchen des Fadenapparates.

Fig. 2. Schnitt durch die Netzhaut eines 6 Tage alten Kaninchens. Dieselbe Methode wie vorher. Stärkere Vergrößerung als Fig. 1. — *a, b, c* = Ganglienzellen; *d, e, f* = amakrine Zellen; *h* = Horizontalzellen.

Fig. 3. Grosse Ganglienzelle vom Kaninchen, Flachschnitt, beträchtlich vergrössert. *a* = Neurit; *b, c* = Dendriten.

Fig. 4. Eine noch grössere Ganglienzelle als Fig. 3. — *a* = Neurit; *b* = oberflächlicher Fibrillenplexus; *c* = tiefer oder perinucleärer Plexus; *e* = Dendrit; *d* = periphere Vacuolen durch Ablösung der Zellmembran bedingt.

Fig. 5, 6, 7. Amakrine Zellen aus der Netzhaut einer mehrere Tage alten Katze. Aus Flachschnitten. — *a* = unteres Neurofibrillennetz; *b* = Neurofibrillenbündel, welches von einem Ausläufer zum anderen zieht; *c* = primäre Fasern; *d* = sekundäre Fasern.

Fig. 8. Ganglienzelle. Kaninchen. Schrumpfung des Netzes. — *a* = supranucleäres Netz; *b* = Neurit; *c* = Dendriten; *d* = leerer Raum unterhalb der Zellmembran.

Fig. 9. Netzhaut vom erwachsenen Kaninchen. II. Methode. Flachschnitt. Man sieht einige Horizontalzellen, deren Netz rotbraun gefärbt ist. — *a* = Neurit; *b* = Kern; *c* = feine Äste von dunklerer Farbe, welche den äusseren Plexus bilden.

Fig. 10. Horizontalzelle von einer 8 Tage alten Katze. Obj. 1,40, Okul. 12. — *a* = Neurit; *b* = Region in der Nähe des Kerns mit Netz.

Fig. 11. Flachschnitt der inneren plexiformen Schicht. Kaninchen. II. Methode. — *a* = Lücken innerhalb des Dendritenplexus den Müllerschen Stützfaseren entsprechend; *b* = Dendriten der Riesenzellen mit Fibrillenbündel; *c* = feine Ästchen der kleinen Ganglienzellen.

Fig. 12. Riesige Ganglienzelle vom Schaf. Querschnitt der Netzhaut. II. Methode. — *a* = Neurit; *d* = Dendrit; *e* = Nucleolus; *f* = accessorische Körperchen.

Fig. 13. Etwas schematische Figuren zur Demonstration von Einzelheiten an den Teilungsstellen der Dendriten der riesigen Ganglienzellen. — *a* = Teilung einer Neurofibrille; *b* = verwickeltes Netzwerk.

## Literaturverzeichnis.

1. Apathy, Das leitende Element des Nervensystems und seine topographischen Beziehungen zu den Zellen. Mitteilungen a. d. zool. Station zu Neapel. Bd. XII. H. 4. 1897.
2. Bethe, A., Über die Neurofibrillen und die Ganglienzellen von Wirbeltieren und Beziehungen zu Golginetzen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. LV. 1900.  
—, Allgemeine Anatomie und Physiologie des Nervensystems. 1903.
3. Cajal, S. R., Un sencillo metodo de coloracion selectiva del reticulo protoplasmatico y sus efectos en los diversos organos nerviosos. Trab. del Lab. de Investigaciones biologicas. Tomo II. Fasc. IV. 1903.
4. Azoulay, L., Comp. rend. des Séances de la Société de biologie. No. X. Mars 1904.
5. Golgi, Intorno alla struttura delle cellule nervose. Bolletino della Società medico-chirurgica di Pavia. Seduta XIX. 1898.
6. Cajal, La red superficial de las celulas nerviosas cerebrales. Rev. trim. micrografica. Tomo III. 1898.
7. Donaggio, Rivista sperimentale di Freniatria. Vol. XXIV. Fasc. II, III et IV. 1898—99.
8. Simarro, Nuevo metodo histologico de impregnacion por las sales fotograficas de plata. Rev. trim. microgr. Tomo V. 1900.
9. Held, Über den Bau der grauen und weissen Substanz. Arch. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abteil. 1902.
10. Cajal, S. R., Consideraciones criticas sobre la teoria de Bethe acerca de la estructura y conexiones delas celulas nerviosas. Congreso medico internacional de Madrid. Trab. del Lab. de Invest. biol. Tomo II, cuad. I. 1903.
11. Van Gehuchten, Considerations sur la structure interne des cellules nerveuses et les connexions anatomiques des neurones. Le Névuraxe, fasc. I. Vol. VI. 1904.
12. Marinesco, G., Recherches sur la structure de la partie fibrillaire des cellules nerveuses à l'état normal et pathologique. Rev. neurol. No. III—XV. Mai 1904.
13. Auerbach, Extra- sowie intracelluläre Netze nervöser Natur in den Centralorganen von Wirbeltieren. Anat. Anzeiger Nr. 2 u. 3. Bd. XXV. 1904.
14. Emden, Primitivfibrillenverlauf in der Netzhaut. Arch. f. mikr. Anat. etc. Bd. LVII. 1901.
15. Vogt, Neurol. Centralbl. 1901. S. 1061. — Versammlung mitteldeutscher Psychiater u. Neurol. Oktober 1901. Jena.

16. Van der Stricht, La nouvelle méthode de Ramon Cajal, son application à la retine. Gand 1904.
  17. Dogiel, Über die nervösen Elemente in der Netzhaut des Menschen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXXVIII u. XL. 1891—92.
  18. Greef, R., Die mikroskopische Anatomie der Sehnerven und der Netzhaut. Handbuch der Augenheilkunde. 2. Aufl. 1. Bd. 1899.
  19. —, Über Zwillingsganglienzellen in der menschlichen Retina. Arch. f. Augenheilkunde. Bd. XXXV. 1897.
  20. Cajal, S. R., Textura del sistema nervioso de los vertebrados etc. Tomo II. Parte II. 1904.
  21. —, Signification probable de las celulas de cilindro-eje corto. Trab. del Lab. de Inv. biol. Tomo I. 1901—02.
  22. —, Algunos metodos de coloracion de los cilindros ejes, neurofibrillas y nidos nerviosos. Trab. del Lab. de Inves. biol. Fas. I. Marzo 1904.
  23. —, Un metodo de coloracion de los cilindros-ejes de las celulas nerviosas. Rev. de la Real Acad. de ciencias etc. Tomo I. No. 1. Abril 1904.
  24. —, Nouvelles contributions à la l'étude de la rétine etc. Journal de l'Anatomie et de la Physiologie. 13. Nov. 1896.
  25. Guido Sala, Contributo allo studio della fina struttura della retina. Boll. della Società medico-chirurgica di Pavia. Giugno 1904.
-



# Referate.

Von

Fr. Kopsch.

---

**Beiträge zur chemischen Physiologie und Pathologie.** *Zeitschrift für die gesamte Biochemie* unter Mitwirkung von Fachgenossen herausgegeben von *Franz Hofmeister*. Bd. I—IV. Juli 1901 bis Sept. 1903. Jeder Band erscheint in zwanglosen (12) Heften. pro Band. 15 Mk. Braunschweig, Friedrich Vieweg & Sohn.

Die Herausgabe dieser Zeitschrift wird begründet mit dem Bedürfnis, einen Mittelpunkt zu haben für die chemischen Arbeiten, welche durch die Anwendung der physiologischen Chemie auf Probleme der Physiologie, Pathologie, Bakteriologie, Histologie etc. von Jahr zu Jahr in grösserer Zahl erscheinen. Die neue Zeitschrift sollte der gesamten Biochemie dienen, diesen zukunftsreichsten Zweig der Biologie nach aussen vertreten, die zwischen den einzelnen Zweigen der biochemischen Forschung gegebenen Beziehungen enger knüpfen und fruchtbar gestalten.

Es kann hier nicht der Platz sein, die in den bisher erschienenen vier Bänden enthaltenen Arbeiten auch nur den Titeln nach aufzuführen, geschweige denn ihren Inhalt kurz zu skizzieren. Es genüge der Hinweis, dass der Plan, nach welchem die Zeitschrift gegründet wurde, sich nach und nach verwirklicht hat, wie die Mitteilungen aus den verschiedenen Städten und Ländern zeigen. Dadurch aber ist die Berechtigung zur Gründung der Zeitschrift erwiesen.

---

**Eduard Kaufmann,** *Lehrbuch der speziellen pathologischen Anatomie für Studierende und Aerzte.* II. Auflage. 1154 Seiten mit 561 Abbildungen und 2 Tafeln. Berlin, Georg Reimer.

Die zweite Auflage ist fünf Jahre nach Erscheinen der ersten notwendig geworden, ein günstiges Zeichen für ein neues Lehrbuch. Die neue Ausgabe ist nach verschiedenen Richtungen hin vermehrt; zunächst in Bezug auf die Abbildungen, welche zum grössten Teil vom Verfasser selbst gezeichnet wurden, ferner durch Heranziehung der Ergebnisse neuerer Forschung und durch Einfügung entwicklungsgeschichtlicher Erläuterungen, zum besseren Verständnis der Missbildungen. Die Brauchbarkeit des Werkes erhöhen ein nach Organen geordnetes Literaturverzeichnis und ein ausführliches alphabetisches Sachregister.

---

# **The Latero-Sensory Canals and Related Bones in Fishes.**

By

**Edward Phelps Allis jr.**

---

With plates VIII—XX.

---

There is still considerable question as to the value of the lateral, or more properly latero-sensory, canals of fishes for the determination of the homologies of the cranial bones. Perhaps the strongest and most frequently quoted evidence against their value has been Sagemehl's statement that, in the Characinidae and Cyprinidae, the supratemporal canal traverses the parietal bone, instead of traversing, as in *Amia*, *Polypterus*, and many teleosts, a transverse extrascapular bone or bones. Sagemehl's explanation of this supposed fact was that, because of this radical difference in its position, the canal in the Characinidae and Cyprinidae could not be the homologue of the canal in the other fishes mentioned. This had also always been my own opinion, but Dr. G. A. Boulenger, of the Natural History Department of the British Museum, having kindly sent me a specimen each of *Macrodon*, *Alestes* and *Hydrocyon*, an examination of these three specimens at once convinced me that it is the parietal bones of these fishes, and not their supratemporal canals, that are not the homologues of those in the other fishes referred to. This conclusion having a direct and important bearing on the general question of the value of the lateral canals for the determination of the homologies of the related cranial bones, and this being an ever-recurring question in my work, I have been led to look up the literature of the subject as

fully as my personal library will permit; to carefully reexamine, and to control as far as possible, a number of sketches made from five to seventeen years ago, in connection with other work I was engaged on; and to supplement the facts thus arrived at by the study of several new fishes.

In this latter part of the work I have had the help of my present assistants Messrs. Jujiro Nomura, Geo. E. Nicholls, and John Henry, to whom the preparation and dissection of the material has been wholly confided. The earlier sketches, and the dissections relating to them, were all made by Mr. Nomura, excepting those relating to *Perca*, which were made by Dr. J. Dewitz, and those relating to *Esox* and *Silurus*, which were made in part by one and in part by others of several assistants I have had from time to time in my laboratory here.

It is, I believe, generally accepted that certain of the cranial bones of fishes are usually developed in some sort of direct relation to the latero-sensory canals; and that a component part of certain other bones may also be so developed. This latero-sensory component of these latter bones apparently always is, in principle, and certainly often is actually, first developed wholly independent of a subjacent membrane or perichondrial component, one or both, and it may or may not later fuse with that component. This has all been already more or less fully stated by several authors, among them myself [3], and has lately received further confirmation by Schleip's [66] work on *Salmo*.

These latero-sensory bones, or components, usually each lodge at least one latero-sensory organ; but sections of the latero-sensory canals that contain no sense organ, may be partly or even entirely enclosed in certain of the cranial bones, or even in independent tubular ossicles. This is seen in the bones that enclose the frontal, post-frontal, and posttemporal sections of the main infraorbital canal of Cole's descriptions of *Gadus* [26]; in the postfrontal bone, the 7th. suborbital ossicle and the two or more supratemporal ossicles of Herrick's descriptions of *Ameiurus* [47]; in certain of the supratemporal ossicles, and probably also in the sphenotic bone of Cole and Johnstone's descriptions of *Pleuronectes* [27]; and in my own descriptions [9] of the post-squamosal section of the main infraorbital canal

of the Muraenidae. In every such recorded case, however, the section of canal so enclosed is not included between, and thus so defined and limited by, two primary tubes of the canal to which it belongs; and hence is not a section of that canal similar to the, in principle, primarily independent sections that, in *Amia* [2], fuse to form a continuous canal. Such primarily independent sections of a continuous canal normally each contain, and are developed in relation to, a single sense organ; and a latero-sensory ossicle develops in relation to, and apparently for the protection of that organ. This was fully set forth in my description of the development of the canals in *Amia*; and it is those ossicles that develop in relation to a single sense organ, and those ossicles only, that are units of the latero-sensory skeleton. Where two or more organs are enclosed in a single bone, that bone contains a corresponding number of fused latero-sensory units. Where there is no enclosed organ, the canal has either been secondarily enclosed in an underlying and primarily independent bone, or it is enclosed in what is quite certainly simply a detached portion of a next adjoining latero-sensory unit. The latero-sensory skeletal units, although each forming a morphological whole, are certainly not always, from their earliest beginnings, an actual and continuous whole developed centrifugally from a single centre. On the contrary, spicules of bone appear along the growing edges of a central portion, at first wholly independent of that portion but soon absorbed by it. Mechanical causes, simply, might prevent certain of these fusions and so give rise to two or more portions of what is morphologically a single latero-sensory unit. Furthermore, the conditions found in *Chimaera*, where each organ is said to be protected by a series of half rings of a bony material, and the conditions described by Schleich in embryos of *Salmo*, where the extrascapulars are said to first appear as "a large number of disconnected little plates of bone", would both seem to indicate that the latero-sensory units, in the earliest phylogenetic stages of their development, were each normally represented by several independent portions. But each such unit is always developed for the protection of, and hence in some direct relation to a single sense organ, the only apparent exception to this rule, that I



know of, being the tubular ossicle that encloses the post-squamosal section of the main infraorbital canal in the Muraenidae; which ossicle is apparently a latero-sensory unit without related sense organ. But, however this may be, it is the unit of the latero-sensory system, as above defined, that alone can be used in any attempt to establish, by means of this system, the homologies of the cranial bones; and so used, the course and position of the canals, and above all the number, position and innervation of the sense organs in those canals, is certainly of great value.

That the latero-sensory canals, in addition to their value for the determination of the homologies of the bones they traverse, are so constant in position as to even be of classificatory value, was Garman's [39] opinion, and R. G. Harrison's recent work [45] would certainly tend to confirm this.

#### Ganoidei Holostei.

*Amia calva.* The latero-sensory canals of *Amia* may be said to present a complete and typical teleostean arrangement.

The supraorbital canal of this fish develops, as I have shown [2], in two somewhat separate portions; an anterior portion, containing three organs that later become enclosed in the nasal bone, and a posterior portion, containing four organs that later become enclosed in the frontal. Posterior to the posterior one of these seven organs there is a posterior continuation of the supraorbital sensory line that never becomes enclosed in bone, remaining always as a line of surface organs to which I gave the name of the anterior head line of pit organs. The supraorbital sensory line was, in the youngest specimens that I examined, wholly separate from and independent of the main infraorbital line, and the supraorbital canal, when first enclosed, was also wholly independent of the main infraorbital canal. Later the supraorbital canal anastomoses, by its penultimate primary tube, with that primary tube of the main infraorbital canal that leaves the latter canal between its postfrontal and squamosal sections. This manner or place of anastomosis, it may here be stated, is not con-

stant in fishes, and the two canals may even always here remain entirely separate.

The main infraorbital line of *Amia* is separated, by its manner of innervation, into several portions, an anterior, or ethmoidal commissural portion, an anterior and a posterior buccal portion, an otic, a glossopharyngeal, and a vagus portion. The superior postorbital organ is innervated by a nerve that should be probably considered as an anterior branch of the ramus oticus, and it is this organ that becomes enclosed in the so-called dermal postfrontal bone. The next posterior two organs of the line are innervated definitely by the oticus. They form the first two organs of the horizontal part of the main infraorbital line, and together with the next posterior organ, which is innervated by the glossopharyngeus, become enclosed in what Sagemehl considered as a purely dermal squamosal. The next posterior, or first vagus organ, together with the organs of the corresponding half of the supratemporal commissure, become enclosed in the extrascapular; the second vagus organ being enclosed in the suprascapular, and the third and fourth vagus organs in the supraclavicular.

The one postfrontal and the two otico-squamosal organs, as they develop, and also as they become enclosed in the main infraorbital canal, form a section of that line and canal that is somewhat independent of the next adjoining anterior and posterior sections. This section of canal, which may be called the squamoso-postfrontal section, bends, between its squamosal and postfrontal portions, abruptly downward at the hind margin of the eye, and the primary tube formed at the bend is the one that anastomoses with the penultimate tube of the supraorbital line.

At the primary tube that lies between the posterior otic organ and the glossopharyngeal organ, the main infraorbital canal anastomoses with the preoperculo-mandibular canal.

The organ lodged in the so-called dermal postfrontal bone is, in position, as I have just above stated, the dorsal postorbital organ of the main infraorbital canal; and the purely dermal bone that encloses this organ must be carefully distinguished from the bone generally known and described in fishes as the postfrontal, which latter bone

was, according to Parker [57, p. 96], so named by Cuvier. Of this Cuvierian postfrontal bone, in *Salmo*, Parker says that it "begins as a delicate tract of osteoblasts, immediately outside the ampulla of the anterior semicircular canal"; and he proposed for it the name *sphenotic*. He considered it as a purely primary ossification, and it certainly does not lodge in *Salmo*, as Schleip has shown for *Salmo fario* and *Salmo salar*, and as I shall show for *Salmo namaycush*, any part of the latero-sensory system. Later, Bridge [19] found, in *Amia*, a small dermal bone overlying what he considered as the "true *sphenotic*", and he called it the *dermo-sphenotic* in the text of his work, and the *dermo-postfrontal* in the explanation of his plates. Van Wijhe [78] adopted the prefix *dermo-*, thus introduced for this bone by Bridge, and makes reference to a *dermo-postfrontal* in *Acipenser*, as well as in *Amia*. I have described the corresponding bone in *Scomber* [11], and have also called attention to its probable homologue in *Gadus* [4, p. 368]; usually using the name *postfrontal* alone to designate the bone, but sometimes calling it the *dermo-postfrontal*. In no other work that I can recall is a *dermo-postfrontal* bone, as distinguished from the *postfrontal* bone of Parker's interpretation of Cuvier's nomenclature, described in fishes, and the two bones are usually assumed, or even definitely asserted to be inseparably fused [63, 53]. And yet, so far as I can positively determine from existing descriptions, this fusion of these two bones occurs, in the adult, or at least occurs constantly, in *Polypterus* alone; for I have already stated [2, p. 478] that the two bones were found easily separable in all the many specimens of *Amia* that I have examined, and it will be shown that the dermal canal element that is said by McMurich [53] to fuse, in *Ameiurus*, with the underlying *sphenotic* is either not a latero-sensory bone at all, or not a latero sensory unit, and certainly not the homologue of the dermal *postfrontal* of *Amia*.

There are, in *Amia*, anterior, middle, and posterior head lines of pit organs, and also a vertical cheek-line of similar organs, a horizontal cheek-line, a mandibular line, and a gular line. The anterior head line is a posterior continuation of the supraorbital canal line, and it is innervated by a branch of the nerve that innervates that line. The

middle head line is innervated by a branch of that branch of the glossopharyngeus that innervates the posterior squamosal organ; and the posterior head line is innervated by a branch of that supratemporal branch of the nervus lineae lateralis that innervates the organs of the supratemporal canal. The innervation of the other lines is not here important.

A latero-sensory organ, innervated by a branch of the ramus oticus, and quite undoubtedly of ectodermal origin, is found in the dorsal end of a diverticulum of the spiracular cleft.

On the dorsal surface of the chondrocranium there is, on either side of the head, a longitudinal groove covered externally by the extrascapular, the parietal and the dermo-squamosal. The space thus covered was called by Sagemehl the temporal hole, and the groove on the dorsal surface of the chondrocranium has been called the temporal groove. It lodges an anterior extension of the anterior segments of the trunk muscles.

*Lepidosteus osseus*. Collinge [28] has described and figured the lateral canals and canal bones of *Lepidosteus*, but both his figures and his descriptions are inaccurate.

The accompanying figure 1 gives a lateral view of the head of a larval *Lepidosteus*, and figs. 2, 3 and 4 give lateral, dorsal, and ventral views of an adult. The drawing used for fig. 1 has been compiled from unfinished sketches made by Mr. Nomura, in 1887/88, in my Lake Laboratory, Milwaukee, and from a hasty reconstruction made by myself, at the same time, from serial sections of another larva. Neither the length nor age of either of the larvae was given on the sketches. As the sections of the one, and the specimen used for the drawings of the other, have both unfortunately disappeared, the absolute accuracy of the figure can not be vouched for, but it is certainly practically correct. The drawings used for the three figures of the adult have been recently made in my laboratory here, by Mr. Nomura, and they represent the canals in a rather large fish, the disarticulated skeleton of which, prepared in 1887/88, I still have. The results obtained on this skeleton were controlled on a second but quite imperfect skeleton.



In the larva, as the reconstruction from serial sections shows, the nasal section of the supraorbital canal begins at a pore that lies between the anterior and posterior nasal apertures. From there it runs forward, mesial to the anterior aperture, and beyond that aperture turns mesially and then backward in a short curve. It then continues directly backward to the level of the hind margin of the posterior nasal aperture, where it opens on the outer surface in an elongated depression common to it and the anterior pore of the frontal section of the canal. In this nasal section of the canal there were, in the specimen examined by sections, six sense organs on one side of the head and seven on the other, and a primary tube, opening by a single surface pore, arose from the canal between each two successive organs. In the frontal section of the canal there were, on the one side only that was examined, twelve sense organs; and certain of the primary pores had here already undergone a first dichotomous division, as shown also in the figure, this division being, in certain cases, so deep that the primarily simple primary tubes were there each split into two separate portions which arose separately and independently from each other, but close together, from the main canal. Between the 10th. and 11th., and the 11th. and 12th. organs of this frontal section of the line no primary tubes are shown in the reconstruction, this indicating, if correct, that the two tubes that should normally have here been formed have either aborted, even at this early age, or have, for some reason, never been formed. In the larva from which the sketches for fig. 1 were made there was apparently also, in this same region, a considerable length of canal without related pores. What the explanation of this may be I can not suggest, but, as the larvae were both reared in an aquarium, the absence of the two or more tubes here is perhaps an accidental irregularity due to this artificial life, for the trunks of what are apparently corresponding dendritic systems are here found in the adult.

Anteriorly the frontal portion of the supraorbital canal was, as just above stated, incompletely continuous with the nasal section. Posteriorly, it had not as yet anastomosed with the main infraorbital canal; and from the position and direction of its hind end it is probable

that this anastomosis with the latter canal, found in the adult, will take place by the fusion of the terminal tube of the supraorbital canal with that tube of the main infraorbital that lies at the point where the latter canal bends sharply downward at the hind margin of the eye.

The main infraorbital canal begins in the middle line of the ventral surface of the anterior end of the snout, at a single median pore that is common to itself and its fellow of the opposite side. Starting from there the canal runs at first laterally, on either side, and then curves gradually backward along the ventro-mesial aspect of the anterior nasal aperture. It then turns backward and upward posterior to that aperture, and reaches a point near the postero-ventral margin of the posterior aperture. The canal up to this point apparently corresponds exactly to the anterior, ethmoidal section of the canal of *Amia*, and it here apparently anastomoses by its hind end with the second tube of the suborbital portion of the canal, at a sharp bend in that canal, in exactly the manner that I have shown and described for the canals in *Amia* [2, p. 471]. This anterior section of the main infraorbital canal was separated, in the larval *Lepidosteus*, into two portions, each of which contained three sense organs, the two portions being continuous but not completely fused with each other.

The suborbital portion of the main infraorbital canal begins at a pore that lies slightly posterior to the ventral edge of the posterior nasal aperture, runs downward and slightly forward for a short distance and then turns sharply backward, anastomosing at the bend with the terminal tube of the antorbital section of the canal. From there the suborbital canal runs directly backward along the edge of the upper lip, turns slightly upward at the hind end of the gape, and then, turning downward and backward, encircles the ventral edge of the eye. Posterior to the eye the canal is, in the specimen sectioned, interrupted for a short distance, and one sense organ of the line is here shown not yet enclosed in the canal. In the larva shown in the figure the corresponding organ has apparently just been enclosed in a short section of canal that is, as yet, independent both of the next

anterior and next posterior sections. Dorsal to this organ, the canal begins again, and slightly dorso-posterior to the eye turns directly backward and so continues until it joins the lateral line of the body. In that portion of the suborbital part of the canal that lies anterior to the unenclosed organ, there were, in the specimen sectioned, twelve sense organs. Then followed the one sense organ not yet enclosed, and dorsal to that organ, between it and the bend in the main canal, still another organ, which latter organ is the most dorsal one of the postorbital series. This latter organ is thus enclosed in a section of canal which is, at this age, continuous with the squamosal canal but not continuous with the more anterior portion of the infraorbital canal, resembling exactly, in this, that section of the same canal, that, in *Amia*, encloses the postfrontal organ. And, notwithstanding that the innervation of the organs in *Lepidosteus* was not determined, the organ here under consideration is certainly the homologue of the postfrontal organ of *Amia*. Posterior to this postfrontal organ of the larval *Lepidosteus* the first three infraorbital organs lie in the squamosal, two lying anterior to the point where the canal anastomoses with the dorsal end of the preopercular canal, and one posterior to that point. The next posterior organ is enclosed in the lateral one of the two extrascapular bones usually found on each side of the head of the fish; and it is the last organ shown in my reconstruction.

The supratemporal canal, on either side, is just being enclosed, and the two canals do not as yet meet in the middle line. The number of organs in this canal is not shown in the reconstruction.

The preopercular canal is just anastomosing, at its dorsal end, with the main infraorbital.

What is apparently a middle head line of pit organs is quite distinctly shown in the drawings, and also what is apparently an anterior head line; but this latter line may be simply a surface marking. There is no indication whatever of a posterior head line. None of these lines are shown in the reconstruction.

In the adult *Lepidosteus* the primarily simple primary tubes of larvae have undergone repeated dichotomous subdivision, and the branches of the dendritic systems so arising have anastomosed and

re-anastomosed with each other in such a way as to give rise to a most complicated system of canals and branches. Collinge has called attention to this, and his figures are said by him to "diagrammatically represent, so far as is possible in a drawing, this network of branches". But certain of the canals shown in those drawings do not belong to the latero-sensory system, and, what is equally unfortunate, other canals or tubes that do belong to it are not even indicated. In my figs. 2, 3 and 4 these dendritic systems are all shown on one side of the head, and the cut trunks, or demi-trunks, on the other. These figures are necessarily large, and perhaps occupy more space than the subject warrants. But they present a typically exaggerated condition of the dichotomizations and subsequent interanastomoses of the primarily simple primary tubes of the latero-sensory system, found in no other fish known; and, aside from showing the possibilities in this particular line of development of the system, they may serve to explain certain conditions found in fossil fishes. The resulting canals and tubules are so complicated that I shall not attempt to in any way describe them, the figures themselves amply sufficing. It may however be stated that the interanastomoses of the dendritic systems give rise, in many places, to what might be considered as a system of two or more parallel and intercommunicating canals.

The ethmoidal section of the main infraorbital canal begins in the median line of the ventral surface of the extreme anterior end of the snout, there being continuous with its fellow of the opposite side. The canal there lies in a median dermal bone, the prenasal of Parker's [58] and Collinge's descriptions, but this bone is certainly the strict homologue of the dermal ethmoid bone of *Amia*. In this bone a median primary tube arises from the canal, and the canal from there runs laterally and then downward and backward in the bone, to its hind edge, where it enters a bone that is clearly the homologue of the antorbital bone of *Amia*. This antorbital bone is called by Collinge the premaxillary, but nothing is said as to its bearing teeth. By Parker I can not find that it is particularly described, but it would certainly seem to form no part of the premaxillary of his descriptions. In it, latero-postero-ventral to the posterior nasal aperture,



the ethmoidal canal anastomoses, apparently by its terminal tube, with the penultimate tube of the suborbital part of the main infraorbital canal, exactly as it did in the one larva that was sectioned; and in addition to this anastomosis it also anastomoses, apparently by its own penultimate tube, with the anterior end of the supraorbital canal, this latter anastomosis not yet having been acquired in larvae. In the ethmoid bone two tubes arise from the canal in addition to the median tube. The next following, or fourth tube arises from the canal as it passes from the ethmoid into the antorbital; and the fifth tube soon after entering the latter bone. By what is apparently its sixth tube the canal anastomoses with the supraorbital canal, and by its seventh or terminal tube with the penultimate tube of the suborbital part of the main infraorbital. A foramen, doubtless for the passage of a nerve, is found in the canal between each two of these tubes, and quite undoubtedly indicates the position of a sense organ, the number of organs thus agreeing with that found in the larva.

The suborbital section of the main infraorbital canal begins immediately posterior to the posterior nasal aperture, at the dorsal edge of the antorbital bone, and has there anastomosed with that tube of the supraorbital canal that arises from that canal as it passes from the nasal bone into the ethmo-nasal of Parker's and Collinge's descriptions. This anastomosis takes place, in *Lepidosteus*, posterior to the posterior nasal aperture, while, in *Amia*, what is apparently the corresponding anastomosis takes place anterior to that aperture; but this anastomosis in *Amia* is a secondary and not a primary one [2, p. 476]. Starting from this point, the canal, in *Lepidosteus*, runs almost directly laterally and downward until it meets and anastomoses with the hind end of the ethmoidal canal. It then turns backward, practically at a right angle, traverses the posterior portion of the antorbital bone, and then enters the anterior one of the chain of so-called maxillary ossicles. It here turns postero-mesially along the anterior edge of this first bone of the chain, passing antero-mesial to a large foramen in the bone which gives passage to the point of the second mandibular tooth. A similar perforation of the completely fused so-called premaxillary and ethmo-nasal bones, for the passage

of the point of the first mandibular tooth, lies immediately antero-mesial to this part of the canal, the canal running postero-mesially between the two perforations. The canal then traverses the entire chain of so-called maxillary bones, and then the preorbital, sub-orbital and postorbital bones of Parker's descriptions, as fully shown in the accompanying figures. The number and position of the sense organs in this part of the canal of the adult, and also that of the organs in the other canals, could not be determined from the skeleton.

The several bones that form the chain of so-called maxillary bones of *Lepidosteus* evidently contain latero-sensory components that, in other fishes, go to form a part of the chain of infraorbital bones, and they occupy a place in that chain that is ordinarily occupied by the lachrymal bone alone. But these latero-sensory components have, in the adult *Lepidosteus*, fused completely with certain tooth-bearing plates, for each bone of the series bears a double row of teeth; a marginal row of small teeth, and what Parker calls a "submarginal row" of large ones. Of these latter teeth Parker says [58, p. 446] that the "superficial palatine", on each side, helps to carry them; and in his figures of transverse sections of young *Lepidostei* (fig. 3, pl. 33, and fig. 2, pl. 35) he shows the teeth borne by plates that are superficially related to the palato-pterygoid cartilage, and entirely separate from the so-called maxillaries. This led me to suggest, in an earlier work [7], that these submarginal teeth might be dermo-palatine teeth, and as such I am still inclined to consider them. But an examination of my specimen shows that, in the adult, the plates that bear the teeth are wholly fused with the latero-sensory ossicles, and wholly free and independent of the closely applied, and immediately internal, so-called superficial palatine. Moreover, this latter bone of the adult, and also that of Parker's oldest larva, must represent the deeper part only of the so-called superficial palatine of his sections of a  $2\frac{1}{2}$  inch larva, as comparison of the several figures will show; and this deeper bone may accordingly be an ecto-pterygoid, and not a palatine at all, the palatine elements then having fused with the latero-sensory ossicles to form the so-called maxillaries. Those bones of my two adult specimens that correspond to the palatines of Parker's

figures of his oldest larvae, do not, it may be noted, bear teeth at all comparable to those shown by Parker, being simply roughened, along parts of their oral surface, by the small and closely crowded eminences frequently found on the lining bones of the mouth cavity. Furthermore Parker's fig. 3, pl. 37, shows the superficial palatines without teeth, as I find them, the teeth shown in his other figures of this bone here being borne by the bones of the maxillary chain. These latter figures are thus probably in error, though it is difficult to see how this error could have arisen.

The dorsal postorbital bone is evidently, as in *Amia*, a dermal postfrontal.

Having left this postfrontal bone the main infraorbital canal enters the squamosal, and there immediately anastomoses with the hind end of the supraorbital canal, the anastomosis taking place in the body of the squamosal, and not at or anterior to the anterior edge of that bone, as it does in *Amia*. *Lepidosteus*, in this, and also in certain other features, apparently presents, as will be later shown, a condition somewhat intermediate between teleosts and the chondrosteian ganoids. After this anastomosis, the main infraorbital canal turns backward in the squamosal and traverses that bone and then a lateral extrascapular, beyond which point my skeleton did not permit of its being traced. Near the hind end of the squamosal it anastomoses with the dorsal end of the preopercular canal; and as it traverses the lateral extrascapular it gives off the supratemporal canal, which runs mesially first through the lateral extrascapular and then through a second or mesial extrascapular, to join, in the middle line, at the mesial edge of the latter bone, its fellow of the opposite side. This mesial extrascapular is not shown, as a separate bone, by Parker, in the  $4\frac{1}{2}$  inch larva figured by him, and it is there certainly fused, if the figure is correct, with the hind end of the true parietal to form the parietal of his descriptions. It is shown as a separate bone, in the adult, by both Collinge and Agassiz [*I*], being called by the former the dermo-occipital, and by the latter, the "occipital superieur".

The supraorbital canal begins at the hind edge of that corner of the nasal bone that projects backward between the nasal aper-

tures, there anastomosing with what is probably the sixth primary tube of the ethmoidal part of the main infraorbital, as already fully described. This anastomosis of the recurrent anterior end of the supraorbital canal with the main infraorbital, is a selachian characteristic, not found in any other ganoid, or in any teleost that I know of. Starting from this point, the supraorbital canal first runs forward, then curves mesially and backward and leaves the nasal at its hind edge, immediately mesial to the posterior nasal aperture. Up to this point the canal does not, in any part of its course, enter the dermal ethmoid bone, the prenasal of Collinge, nor communicate, at any place, excepting only at its anterior end, with the main infraorbital; the anastomoses shown by Collinge being in marked disaccord with what I find. Having left the nasal bone the canal immediately anastomoses, by the primary tube that arises between the nasal and the so-called ethmo-nasal, with the anterior tube of the suborbital part of the main infraorbital canal. It then runs directly backward through the ethmo-nasal and frontal of Parker's descriptions, until it reaches the level of the anterior edge of the orbit, where it turns laterally and backward, traverses the remainder of the frontal, and, leaving that bone, enters the anterior end of the squamosal and there soon anastomoses, by its posterior terminal tube, with the main infraorbital canal. No indication of an anterior head line of pit organs, continuing the supraorbital sensory line beyond this point, could be found in my skeletons. At the level of the anterior edge of the eye, the canal gives off what Collinge has called the preorbital commissure, which connects it with its fellow of the opposite side. This commissure is an apparently complicated series of tubes, "six distinct commissures" according to Collinge, but they all certainly result simply from the repeated subdivision and inter-anastomosis of two primary tubes, one belonging to the canal of either side of the head. The commissure, while certainly a commissural connection between the two canals, is thus not a commissural canal, a distinction that should be borne in mind.

The ethmo-nasal bone of Parker's descriptions, both of larvae and of the adult, is described as a splint bone that belongs to the dorsal surface



of the skull and that is wholly separate from the so-called premaxillary. In both of my adult specimens this bone ison, the contrary, completely and indistinguishably fused with the corresponding premaxillary. It completely encloses, in the anterior two-thirds of its course, the intertrabecular cartilage of Parker's descriptions, here completely shutting off both the vomer and the parasphenoid from direct contact with that cartilage. A canal, enclosed in the anterior two thirds of the bone, gives passage to the olfactory nerve, which nerve leaves the bone on its anterior aspect and passes immediately to the nasal capsule. Parker's sections of larvae would seem to show that that part of the bone that encloses the olfactory nerve is of purely membranous origin, the bone of my adults thus containing an important membrane component, as well as latero-sensory, and premaxillary tooth-bearing ones. The homologue, in *Amia* and teleosts, of the membranous part of this bone of *Lepidosteus*, I can not positively identify, but it certainly is not either of the ethmoid bones, either primary or dermal, of current descriptions of fishes. The only other bone in which it could apparently find its homologue is the large posterior process of the premaxillary bone of *Amia*, and this it seems to me to certainly be. If this be so, *Lepidosteus* is to be added to *Amia*, the only other fish in which this bone has heretofore been positively recognised, though it is perhaps also found in *Gymnarchus* [3, p. 454].

The preoperculo-mandibular canal arises from the main infraorbital near the hind end of the squamosal, and running downward immediately enters the preoperculum which it traverses and then the mandible, as shown in the figures, not anastomosing, at its anterior end, with its fellow of the opposite side. Near the dorsal end of the preoperculum the trunk of a dendritic system arises from the canal, and running upward and backward leaves the preoperculum and enters one or two wholly independent, dermal, scale-like bones, in which it branches. These latter bones lie immediately ventral to the lateral edge of the squamosal, between the operculum and the outer corner of the sphenotic (auto-postorbital), which latter bone here comes to the level of the outer surface of the dermal bones of the skull, considerably posterior to, and out of all direct relations to the dermo-postfrontal.

As the preopercular canal passes from the preoperculum into the mandible, it is paralleled by a second, and smaller tube formed by the anastomosis of two branches of the two adjoining dendritic systems.

According to Wright [82] there is in *Lepidosteus*, as in *Amia*, a latero-sensory organ in the dorsal end of a diverticulum of the spiracular canal, innervated by a branch of the ramus oticus. No mention whatever of this organ is made by Collinge, and it is not shown in my reconstruction. This latter fact however is not of great importance, for the reconstruction was evidently intended to simply show the canals.

According to Wright "there is a well-marked groove on the roof of the otic cartilage, which with Sagemehl may be called the 'temporal' groove"; but this groove must differ markedly from that in *Amia*, in that it is apparently limited to the otic region, does not open on to the posterior surface of the skull, and lodges no anterior extension of the trunk muscles. This is evident from Parker's sections of larvae [58, pl. 36, fig. 1—6].

The general arrangement of the latero-sensory canals of *Lepidosteus* is thus seen to differ from that of *Amia* in certain minor details only. But comparison with elasmobranchs and with the chondrostean ganoids show that these minor details are not unimportant, and that they, in reality, indicate transitional conditions between those fishes and the teleosts. This will be further discussed under the heading *Elasmobranchii*.

### *Crossopterygidae.*

*Polypterus bichir*. In *Polypterus* [6] the supraorbital canal first runs forward through the os terminale, and at the anterior end of that bone anastomoses, by its second primary tube, with the second primary tube of the main infraorbital line. It then turns sharply backward and traverses the two nasals and the frontal, and on leaving the latter bone anastomoses, by its terminal primary tube, with that primary tube of the main infraorbital canal that is given off as the latter canal passes from the postfrontal into the squamosal. The os terminale and the two nasals each lodge a single sense organ, and they are apparently together equivalent to the single nasal bone of *Amia*.

The main infraorbital canal first traverses several preorbital and circumorbital bones, the homologies of which I have already elsewhere discussed [6 and 7], and then enters and traverses the so-called postfrontal, this latter bone being the dermo-postfrontal of Bridge's and van Wijhe's nomenclature fused with an underlying auto-postfrontal (postorbital ossification, Allis: sphenotic, Bridge). The superficial or dermal part of this mixed bone lodges one sense organ of the main infraorbital line, and has, to the adjoining bones, closely the relations of the postfrontal of *Amia*. Posterior to this bone the canal traverses the lateral, or squamosal portion of a parieto-dermosquamosal bone [5, p. 55], that bone lodging two sense organs of the line, the anterior one innervated by the ramus oticus and the posterior one quite probably by the glossopharyngeus. Posterior to the squamosal the canal first traverses the lateral one of three extrascapular bones, and then a suprascapular, each of these two bones lodging a single sense organ of the line.

The supratemporal canal begins in the lateral one of the three extrascapular bones, and traverses that bone and the two mesial ones, each of the two latter bones lodging a single sense organ of the canal. No organ of the commissure is found in the lateral extrascapular, that bone only lodging one organ of the main infraorbital line.

There are anterior and middle head lines of pit organs, but no posterior head line. The anterior line has a position not strictly comparable with that of the line in *Amia*.

Neither Collinge nor Wright make any mention of a spiracular latero-sensory organ in *Polypterus*, and my own dissections of the fish were not carried deep enough to determine whether there is or is not such an organ.

Judging from Traquair's [71] and Pollard's [61] descriptions of the skull, there is here, as in *Lepidosteus*, no temporal hole.

*Polypterus* thus agrees with the other two living bony ganoids in that the anterior end of the supraorbital canal is directed laterally and backward between the two nasal apertures; and these three fishes are the only ones in which this condition is known to exist. But in *Polyodon*, *Acipenser* and *Scaphirynchus*, and hence probably in all the cartilaginous ganoids, what is doubtless a strictly homologous arrange-

ment is found, the supraorbital canal here running forward and laterally, without bend, between the nasal apertures. In teleosts and elasmobranchs, on the contrary, the canal does not pass between the apertures at all, turning, in elasmobranchs, backward and laterally morphologically posterior to the apertures [8, p. 118], and, in teleosts, either ending mesial to the apertures or turning laterally and backward anterior to them. *Batrachus tau* [21] presents an apparent exception to this rule, but this exception is only apparent, for while the anterior end of the supraorbital canal there certainly turns laterally between the two nasal apertures, the anterior end of the supraorbital sensory line, which is here represented by a single surface pit organ, does not turn laterally with the canal, but continues forward mesial to the apertures.

The os terminale, accessory nasal and nasal bones, together, of Traquair's descriptions of *Polypterus*, all three of which bones are developed in relation to the supraorbital canal, certainly represent the single nasal bone of *Amia*, as I have already shown [6, p. 442], and hence also that of *Lepidosteus*; and this nasal bone, thus constituted, bridges, in each of these three fishes, the space between the two nasal apertures. In teleosts the nasal bone does not usually, if ever, bridge this space, lying mesial to both apertures and frequently being replaced, between the apertures, by a "Nasenflügelknorpel" [63, p. 221]. Whether there are exceptions to this rule, or not, I can not determine from the literature at my disposal. In *Erythrinus* and *Sarcodaces*, where the nasal bone is exceptionally large [64, p. 32], there is a process of the bone that projects laterally in the roof of the nasal sac, but whether it lies between the nasal apertures, or mesial, or anterior to them does not appear from Sagemehl's figures or descriptions. In any event, the nasal bone of all those teleosts in which the latero-sensory canals have been traced is not the exact equivalent of the nasal bones, as above defined, of the bony ganoids. The three bony ganoids also agree in that there is, in each, an anterior, ethmoidal commissural canal connecting the infraorbital canals of opposite sides of the head, this canal being found in no other bony fishes, so far as I can find described, with the apparent exception only of the *Muraenidae*. In



the Muraenidae there is here, as I have shown [9], a median ethmoidal latero-sensory chamber, but this chamber is not a cross-commissural one, formed by the end-to-end anastomosis of two canals, one belonging to either side of the head. On the contrary, it is a longitudinal chamber formed by the anastomosis of two parallel longitudinal canals, one on either side of the head, which touch and coalesce to form a chamber which is apparently the strict homologue of the so-called median canal of Garman's [39] descriptions of selachians. In certain of the Batoidei this median canal is said by Garman to be "transverse", and this transverse canal may perhaps be the homologue of the ganoidean cross-commissure, and not of the longitudinal median canal of selachians and the Muraenidae.

Polypterus furthermore agrees with both *Amia* and *Lepidosteus* in that the latero-sensory component of the squamosal is not fused with an underlying primary component: for Sagemehl [63] has shown this to be true of *Amia*, I [5] have called attention to it in *Polyp-terus*, and Parker says [58, p. 448], of *Lepidosteus*, "I can find no 'pteroitic' under the squamosal". The squamosal of *Polypterus* is, however, one latero-sensory ossicle shorter, anteriorly, than the squamosals of *Amia* and *Lepidosteus*, for the bone lodges but one, instead of two, ante-preopercular sense organs. This, it may here be stated, is a characteristic of many teleosts, *Scomber* and *Conger* being the only known exceptions to it.

Furthermore, *Polypterus* agrees with *Lepidosteus*, but differs from *Amia*, in that the supraorbital canal anastomoses with the main infra-orbital by its terminal instead of its penultimate primary tube, and in that it has no temporal hole; and it differs from both those fishes in that it has, so far as known, no spiracular sense organ. The presence of this latter organ, it may be noted, is a selachian characteristic.

### Ostariophysi.

#### *Siluridae.*

*Ameiurus nebulosus.* Fig. 5 is from a drawing, made in 1887—88, of a larva of *Ameiurus*, and is given simply to show that the canals in this fish develop, in principle, exactly as they do in *Amia*.

The supraorbital canal shows, at this age, an anterior, nasal portion that contains two sense organs, and a posterior, frontal portion that contain three organs. The course and position of the canal shows that it will later anastomose with the main infraorbital canal by its penultimate and not by its terminal primary tube, and the canal is continued, posteriorly, by an anterior head line of pit organs.

The main infraorbital line has an anterior, ethmoidal portion that is represented, on each side, by three surface sense organs, two lying concentric with the inferior margin of the anterior nasal aperture, and one on the top of the snout. These three organs retain, in the adult, their embryonic surface position, not becoming enclosed in a canal. And they do not apparently increase greatly in number, if at all, in the adult, but my drawings are not definite in this particular.

Other sketches that I have, show that the superior postorbital organ becomes first enclosed in a section of canal that encloses also the one otic organ of the horizontal part of the canal. Between these two organs the canal bends sharply backward, and at the bend the canal anastomoses with the penultimate primary tube of the supra-orbital canal. The ossicle that forms in relation to the superior post-orbital organ should therefore, by comparison with *Amia* and *Lepidosteus*, be the dermal postfrontal of this fish; and the next posterior organ should lie in the squamosal.

There is, in older larvae, a surface line of pit organs that would seem, from its position, to be the middle head line of those organs, and Herrick [47] says that the innervation of a corresponding line in *Ameiurus melas* shows that it is that line.

As in *Ameiurus melas*, and as also already stated by Herrick for *A. nebulosus*, there is no supratemporal commissure; but there are a number of scattered surface organs which I, at the time the drawings were made, took to be the organs of the commissure. Herrick's work would seem to show this to be an error.

In the adult *Ameiurus nebulosus* (fig. 7), the relations of the otic and adjoining portions of the main infraorbital canal to the cranial bones are perplexing, because the sphenotic, the postorbital ossification

of the nomenclature heretofore employed by me, has pushed upward, between the frontal and the squamosal, to the level of the dorsal surface of the skull. The main infraorbital canal here traverses the superficial layers of this bone, but that section of the canal that is enclosed in the bone contains no sense organ, and is not limited at either end by a primary tube. The bone does not accordingly contain a fused latero-sensory skeletal unit, and the canal that traverses it must be secondarily enclosed in it. Mc Murrich [53] says that this section of canal is, in embryos of this fish, enclosed in an osseous tube that is wholly independent of, and only later fuses with the subjacent perichondrial bone. He does not say whether, or not, this tube is developed wholly independent of and wholly detached from the immediately adjoining squamosal latero-sensory ossicle; but it is quite probable that it is simply an anterior portion of that ossicle that has become detached from it because of its own secondary fusion with the underlying and encroaching sphenotic. But, whatever the explanation may be, the bone that here encloses the infraorbital canal is certainly not the homologue of the dermal postfrontals of *Amia* and *Lepidosteus*, for it encloses no sense organ, it lies posterior to the point of anastomosis of the main infraorbital canal with the supra-orbital, and it is, as will be shortly seen, almost wholly wanting in *Silurus glanis*, the larger part of the corresponding section of the canal of this latter fish simply lying in a shallow groove on the dorsal surface of the sphenotic (postorbital ossification) without bony envelope of any kind.

The homologue, in *Ameiurus*, of the dermal postfrontal of the bony ganoids thus certainly, in my opinion, not being represented in any part of the so-called postfrontal or sphenotic of the fish, it must, if it be not wholly absent, be looked for in one of the infraorbital ossicles of Mc Murrich's descriptions. The most dorsal infraorbital is, according to that author, an almost square bone; the next anterior one in the chain being long and slightly curved. In *Ameiurus melas*, also, the dorsal ossicle is a small one, and, according to Herrick, it lodges no sense organ. This small dorsal ossicle is shown in certain of my sketches of *Ameiurus nebulosus* but not in others; being quite

undoubtedly, in the latter cases, fused with the dorsal end of the next anterior ossicle of the chain. This next anterior ossicle lodges a sense organ, in the adults of both *Ameiurus nebulosus* and *Ameiurus melas*; and this organ must be the one that has, in larvae of the former fish, the position already referred to as corresponding so exactly to that of the postfrontal organ of *Amia*. Assuming it to be that organ, the long bone that lodges it, and which occupies practically the entire postorbital portion of the infraorbital chain, must be the homologue of the postfrontal of *Amia*. In *Ameiurus melas* the organ in this long ossicle, Herrick's infraorbital organ No. 6, is said by that author to be the only canal organ innervated by the outer buccal of his descriptions. Certain of the remaining branches of the outer buccal nerve are said by Herrick to definitely supply, and certain others to apparently supply, what he designates as small pit organs of the region. And what he regards as a detached filament of this same outer buccal nerve is said to supply infraorbital organ No. 5. This break in the innervation of these two outer buccal organs, corresponding as it does with a break, between the two organs, in the enclosing of the canal, would certainly be in favour of the assumption that organ No. 6 is the postfrontal organ of the line. Furthermore, the position of the bone thus identified as the postfrontal, in *Ameiurus*, much resembles that of the postfrontal of many reptiles, with which bone it is quite certainly homologous.

The squamosal, in the several specimens of *Ameiurus nebulosus* that were examined, lodged three sense organs of the main infraorbital line; one of them lying anterior to the point of anastomosis of the preoperculo-mandibular canal with the main infraorbital, and two of them posterior to that point, a primary tube leaving the canal between the two latter organs. There was no separate extrascapular bone in any of my specimens. Herrick says [47, p. 228] that he found a separate extrascapular bone in one of the two specimens of *A. nebulosus* examined by him, but not in the other. In *Ameiurus melas* he found a separate extrascapular, and it lodged the second organ found in the main infraorbital canal posterior to the point of anastomosis of that canal with the preopercular canal. It is thus practically



certain that when, in *Ameiurus nebulosus*, the extrascapular bone is not found as an independent bone, it is because it has fused with the hind end of the squamosal, thus producing a squamoso-extrascapular bone. There being, in these fishes, no supratemporal canal, the extrascapular element that alone exists is, as Herrick states [47, p. 222], a lateral extrascapular, equivalent to that portion only of the extrascapulars of the bony ganoids that is traversed by the main infra-orbital canal.

McMurrich [53] did not find a parietal bone in *Ameiurus nebulosus* (catus) and he considered it as wanting in this fish. I, on the contrary, have always found, in all my specimens, a small bone that was wholly overlooked by Mc Murrich, and that certainly is a parietal. It lies lateral to the posterior portion of the supraoccipital, posterior or postero-mesial to the squamosal, and forms the lateral portion of the dorso-posterior edge of the skull, that edge being a sharp ridge partly formed by this bone and partly by the supraoccipital. The anterior surface of the mesial arm of the suprascapular, which is a flattened process lying in a vertical plane, rests against the posterior surface of the parietal part of the ridge, the ventral edge of the arm resting partly on the parietal, posterior to the ridge, and partly on the adjoining and underlying epiotic (exoccipitale). The parietal thus here has a position that would fully warrant the name, "dermo-epiotic", given by Bridge [19, p. 609] to a bone that he considered as the parietal in *Clarias*. This bone of *Clarias* is not particularly described by Bridge, but that author could not possibly have given the name, dermo-epiotic, to a bone that had the position of the one marked parietal by Pollard in his figures of *Clarias* [60, pl. 35, fig. 1). This parietal bone of Pollard's figure is, moreover, most certainly the supraoccipital, and as such it was considered by Huxley [48, p. 451], that author showing the parietal of *Clarias* fused with the squamosal and epiotic to form a single bone. As Bridge refers to a dermo-supraoccipital, in *Clarias*, in addition to the bones that he considered as parietal and dermo-sphenotic, it would seem as if the bone identified by him as the parietal must have had, in his specimen, a position similar to that of the bone that I find in *Ameiurus*. But, however this

may be, it is evident that the parietal of *Ameiurus* forms an exception to Boulenger's [17] statement that, in the Ostariophysi, "The parietal bones either separate the frontals from the supraoccipital or are fused with the latter".

*Silurus glanis*. Figs. 8, 9 und 10 show the pores and surface sense organs in *Silurus*, and also the general course of the latero-sensory canals.

The supraorbital canal traverses the nasal and frontal bones, and anastomoses, by its penultimate primary tube, with the main infraorbital.

The line of the supraorbital canal is continued posteriorly by an anterior head line of pit organs, and there is, posterior to this line, a transverse line of similar organs that must be the homologue of the middle head line of *Ameiurus*. There is an ethmoidal commissure of pit organs, as in *Ameiurus*, and also other lines, not shown in my sketches of *Ameiurus*, and which evidently correspond to the vertical and horizontal cheek lines, and the mandibular line of *Amia*.

The main infraorbital canal begins in the antorbital bone of Juge's descriptions [52] and on leaving that bone traversed, in the specimen shown in my sketches, four circumorbital ossicles, instead of three as described by Juge. The proximal, or posterior one of these four ossicles was simply a semi-cylindrical scale that supported the infraorbital canal opposite the point of origin of a primary tube that is certainly the double one formed at the point where the infra-orbital and supraorbital canals anastomose. The scale lodged no sense organ, and it is thus unquestionably homologous with the similar ossicle described by Herrick in *Ameiurus melas*, and to which reference has just above been made. The long ossicle distal to this little scale is thus quite certainly, for the same reasons as in *Ameiurus*, the dermal postfrontal of the fish.

Immediately dorsal to the little scale-like ossicle that lies immediately dorsal to the postfrontal the main infraorbital canal turns sharply backward, anastomosing at the bend with the penultimate primary tube of the supraorbital canal. It then lies for a short distance in a groove on the dorsal surface of the sphenotic (post-

orbital ossification), that bone being the postfrontal of Juge's descriptions. Before reaching the hind edge of this bone it pierces the dorsal layers of the bone, thus becoming, for a short distance, entirely enclosed in it. Leaving this bone it enters the squamosal, in which bone it connects with the preopercular canal, and leaving the bone enters and traverses the suprascapular. The squamosal lodges three sense organs, as in *Ameiurus nebulosus*, but these organs are, according to my sketches, the 6th., 7th. and 8th. of the main infraorbital line, instead of the 7th., 8th. and 9th., as in both *Ameiurus nebulosus* and *A. melas*. As in both the latter fishes, there is no supratemporal canal, and, as in *A. nebulosus*, there is no separate extrascapular bone, the lateral extrascapular here, as there, being fused with the hind end of the squamosal.

No parietal bone, similar to the one in *A. nebulosus*, could be found in *Silurus*, nor was there any indication of a fusion of such a bone either with the epiotic (exoccipitale) or with the supraoccipital. On the top of the skull, at the place where Juge shows a parietal, there is a defect in the bones rather than a separate bone, but I should greatly doubt its being a parietal; that bone then either being wanting in this fish, or being indistinguishably fused with some other bone.

In *Silurus* the relations of the frontal, squamosal, and sphenotic (postorbital ossification) bones to each other and to the lateral canals closely resemble those of those same bones in *Amia*.

*Auchenaspis*. In a 5 cm specimen of this fish, according to Pollard [60], the first two organs of the supraorbital canal are each protected by "feeble bone" developed in its immediate neighbourhood, and the two ossicles thus represented quite undoubtedly later fuse to form a single nasal bone. The remaining three organs of the line are said to be enclosed in the frontal. The canal anastomoses with the main infraorbital by its 5th. or penultimate primary tube, the terminal tube of the line being tube No. 6, and not No. 5, as Pollard gives it.

The first five organs of the main infraorbital line are said to be each protected by what Pollard describes as a small "rudimentary"

dermal bone, the fifth one of these little bones occupying a position corresponding to that of the postfrontal ossicle in *Ameiurus* and *Silurus*. The 6th. organ of the line is said to lie "at the level of the broadest part of the skull", and it is shown, in Pollard's figure, in that part of the canal that lies immediately anterior to the point of anastomosis with the preopercular canal. It is said to be innervated by the ramus oticus, and it is the only organ said to be innervated by that nerve. Nothing whatever is said as to its being enclosed in bone, or not. The 7th., 8th. and 9th. organs are said to all lie in the squamosal, the 7th. organ being innervated by a branch of the glosso-pharyngeus, and the 8th. and 9th. organs by branches of the vagus. The 9th. organ is said to be the last one belonging to the head. It is evident from this description and by comparison with other siluroids, that the 6th. organ must lie in the squamosal, notwithstanding that it is not so stated. And it is also evident that the 8th. and 9th. organs are respectively the extrascapular and suprascapular organs of the fish, the related latero-sensory ossicles here both, if Pollard is correct, being fused with the hind end of the squamosal.

This fish thus apparently agrees strictly with *Silurus glanis*, excepting in that the suprascapular ossicle, as well as the extrascapular one, is here fused with the hind end of the squamosal.

*Chaetostomus*. In a 3 cm specimen of this fish, Pollard [60] finds five sense organs in the supraorbital canal, the posterior three of which are, according to his figure, enclosed in the frontal, though, in the text, nothing is said as to the bone that encloses the 3rd. organ. There is also nothing said as to the bones that enclose the 1st. and 2nd. organs of the line, and it is possible that, in his specimen, bone had not yet here begun to develop. The 2nd. organ and the 3rd. pore are both said to "lie laterally and internal to the nose", doubtless a typographical error, for both pore and organ are shown in the figure lying mesial to the nose. The canal anastomoses by its 5th. or penultimate tube with the main infraorbital.

The first six organs of the main infraorbital line are antorbital and circumorbital in position, as in *Ameiurus*, but the 1st. and 2nd. organs only, are said to have a related protecting scale. The 6th.



organ of the line should be the postfrontal organ, the 7th. pore being, like the 6th. pore in *Auchenaspis*, the double pore formed primarily where the main infraorbital and supraorbital canals anastomose. Beyond this 7th. pore the canal is said to lie in the so-called postfrontal bone, and as nothing is said as to the 7th. organ lying in that bone, it is practically certain that that organ lies at the extreme anterior edge of the squamosal, and that the so-called postfrontal is, as in *Ameiurus* and *Silurus*, a sphenotic (postorbital ossification) and not a postfrontal. On leaving this sphenotic bone, the canal enters the squamosal, which bone probably lodges the 7th., 8th. and 9th. organs of the line, organ No. 9 evidently being an extrascapular organ.

The preopercular canal of this fish, after it leaves the lower end of the preoperculum, passes, according to Pollard, "into the dermis and branches dichotomously, one branch, the anterior, opening shortly at pore 1 and not continuing on into the lower jaw while the other branch, really a continuation of the canal, runs backward and downward in the interoperculum showing in that bone the sense organ marked 1 in fig. 6". This apparent irregularity in the course of this canal has been quoted as evidence that latero-sensory organs may be found on the gill-cover of teleosts, and that as they are here, in *Chaetostomus*, enclosed in the latero-sensory canals, they must be of the same category as the organs of the pit lines of *Amia*. But, assuming that the observation is correct, the apparently aberrant course of the canal must certainly be capable of some explanation that would involve the introduction of mechanical causes only, and not that of sense organs other than those belonging to the regular preopercular line.

*Clarias*. In an adult *Clarias*, Pollard [60] finds six sense organs in the supraorbital canal. The canal first traverses the nasal bone, that bone lodging two sense organs of the line. It then traverses a bone called by both Pollard and Huxley [48] the prefrontal, but this bone lodges no sense organ of the line. It is therefore not a latero-sensory ossicle, and although said to be traversed by the supraorbital canal, and said by Pollard to be a dermal bone, it would seem as if it must be the homologue of the antorbital ossification (lateral eth-

moid) of my descriptions of *Amia*. A purely dermal bone that is found in this region in certain other fishes, and there described as a supraorbital, or prefrontal, lies, it should be noted, wholly lateral to the supraorbital canal. The homologue of the strictly primary antorbital ossification (lateral ethmoid) of *Amia*, thus apparently here, in *Clarias*, comes to the level of the dorsal surface of the skull, and encloses secondarily a section of the supraorbital canal, exactly as the sphenotic (postorbital ossification), in this and other siluroids, comes to the dorsal surface of the skull and secondarily encloses a section of the main infraorbital canal. Posterior to this prefrontal bone, or antorbital ossification (lateral ethmoid), whichever it may be, the canal enters and traverses the frontal, and beyond that bone extends a short distance into the squamosal. It anastomoses, by its 6th. or penultimate primary tube, with the main infraorbital canal, the resulting double tube being the one called by Pollard No. 6 infraorbital; the terminal tube of the supraorbital canal being the 7th. supraorbital tube and not the 6th., as given by Pollard. The frontal bone lodges the posterior four sense organs of the line, no organ lying in the squamosal, the short terminal section of the canal that traverses that bone thus being secondarily enclosed in it.

The main infraorbital canal first traverses what Pollard describes as a small rudimentary dermal bone, and then in succession what he considers as an antorbital, a lachrymal and a suborbital bone, each of these four bones lodging a single sense organ. The fifth organ lies in a large dermal bone called by both Huxley and Pollard a postorbital. This latter bone is supraorbital rather than postorbital in position, and is evidently the homologue of the bone that I have identified as the postfrontal in the other siluroids already referred to. That the bone is not here postorbital in position is important, as it shows the bone in a position apparently intermediate between that in *Silurus* and that in *Amia*.

After leaving this postfrontal bone the canal is said to traverse the so-called postfrontal of Huxley and Pollard, and while in that bone it anastomoses with the supraorbital canal. The bone lodges no sense organ and is, accordingly, as in the other siluroids, the

sphenotic (postorbital ossification) and not the postfrontal bone. Leaving this bone the canal traverses the parieto-squamoso-epiotic of Huxley, the squamosal of Pollard, that bone lodging three sense organs and being the exact homologue of the squamoso-extrascapular of the other siluroids above discussed.

Pollard's statement that certain primary tubes in this fish and in *Auchenaspis* must be regarded as rudimentary canals representing certain of the pit lines of *Amia*, has already been referred to by me, in an earlier work, as too evidently erroneous; and needs no further comment.

*Trichomycterus* and *Callichthys*. In both of these fishes the supraorbital canal seems, from Pollard's descriptions, to anastomose with the main infraorbital by its terminal primary tube, as it does in *Lepidosteus*, instead of by a penultimate tube, as in *Amia* and in the other siluroids already discussed.

In *Trichomycterus*, the postfrontal organ is the most anterior one of the main, posterior portion of the main infraorbital canal, the more anterior portion of this infraorbital line being represented only by a short antorbital canal that lodges a single sense organ. Between these two sections of canal Pollard could find no sense organs, but as he failed to find any lines of pit organs in any of the several fishes examined by him, it is probable that a certain number of organs, belonging to the infraorbital line, here existed as pit organs, but were overlooked. The condition of the canal itself, as shown by Pollard, is important, as affording further proof that the postfrontal organ belongs to the squamosal rather than to the infraorbital portion of the canal. The relations of most of the sense organs to the dermal bones are not at all definitely given.

#### *Characinidae.*

*Macrodon trahira*. The main infraorbital canal, in *Macrodon* (figs. 11 and 12), begins anteriorly at a pore that lies dorso-mesial to the posterior nasal aperture, slightly anterior to the anterior edge of the eye. From there the canal runs downward and backward posterior to the posterior nasal aperture, between it and the eye, thus

having to that aperture the relations of the anterior end of the sub-orbital portion of the main infraorbital canal of *Lepidosteus*, and not that of the anterior end of the same canal in *Amia*. The canal continues onward ventral to the eye, and at a certain distance behind the eye turns sharply upward and so continues until it passes the level of the dorsal edge of the eye. In this part of its course it traverses, in succession, two bones that are suborbital, and four that are postorbital in position. The anterior suborbital bone lodges three sense organs of the line, and must contain the homologue of the lachrymal and perhaps also that of part of the antorbital bone of *Amia*. The second bone contains two organs, and is a suborbital bone. The next bone covers the outer surface of the ventral part of the cheek and lodges no sense organ, the canal simply traversing its antero-dorsal corner. The next two bones lodge each a single sense organ and are the regular postorbital bones of the fish. They are firmly bound to each other and to the next anterior bones, but loosely bound to the next dorsal bone. This latter bone lodges two sense organs. It is firmly bound to the lateral edge of the skull, but it overlaps externally the dorsal one of the two postorbital bones, and is loosely and moveably bound to it. It belongs more to the dorsal than to the lateral surface of the skull, and it certainly is, or at least contains, the homologue of the postfrontal bone of *Amia*. It can be called the postfrontal. Immediately behind it, in line with it, and apparently a posterior continuation of it, there is a smaller dermal bone which has, to the bones of the dorsal surface of the skull and to those of the cheek, exactly the same relations. The two bones together recall somewhat the series of spiracular ossicles of *Polypterus*.

In the postfrontal bone the main infraorbital canal turns mesially and upward, and leaving the bone traverses in succession the squamosal, extrascapular, suprascapular and supraclavicular. The squamosal lodges two sense organs, the extrascapular one, and the supraclavicular one. No organ could be found in the suprascapular, but the canal traversed the bone, and the two primary tubes, one at either end of the enclosed section of canal, would indicate that the bone



lodged an organ. Elsewhere a primary tube left the canal regularly between each two adjoining organs.

As the canal traverses the squamosal, Mr. Nomura found that it anastomosed with the hind end of the supraorbital canal, the anastomosis taking place between the two squamosal organs, and the resulting double system being represented by two surface pores. Sagemehl [64] does not give this anastomosis in any of the species he particularly describes, the hind end of the supraorbital canal, as shown by him, approaching but not anastomosing with the hind end of the main infraorbital; and the same arrangement seemed to be presented also in a prepared skull of *Macrodon* that I examined most cursorily while at Sth. Kensington. It may therefore be that there is not uniformity in the arrangement here. The double pore found by Mr. Nomura where the two canals anastomose, lies somewhat anterior to the line produced of the preopercular canal, but it is at a corresponding pore, in *Hydrocyon* and *Alestes*, that the latter canal anastomoses with the main infraorbital. The anastomosis of these two canals is apparently prevented, in *Macrodon*, by the interposition of the dermal bone that lies immediately posterior to the postfrontal. In *Polypterus* the posterior spiracular and the post-spiracular ossicles hold a similar position and similar relations to the two canals, and it is an evident supposition that the series of spiracular bones of this fish plus the dermal component of its so-called postfrontal are the homologues of the postfrontal and next posterior bone of *Macrodon*. That squamosal organ of *Macrodon* that lies anterior to the point of anastomosis of the supra- and infraorbital canals is innervated by the ramus oticus; the one that lies posterior to it, by an anterior branch of the supratemporal branch of the nervus lineae lateralis.

The supraorbital canal begins at a single pore that lies almost directly anterior to the anterior nasal aperture. From there the canal enters at once the nasal and traverses that bone, and then the anterior two-thirds of the frontal, in a nearly straight line. The canal then takes a short sharp turn laterally, then turns backward again, traverses the remaining part of the frontal, enters the parietal, at its anterior edge, and curving laterally leaves the parietal at its

lateral edge and enters the squamosal, where, as already stated, it either ends or anastomoses with the main infraorbital. The nasal bone lodges one sense organ of the line, and the frontal five organs, no organ being found in the parietal. A primary tube leaves the canal regularly between each two organs, and opens on the outer surface by a single pore. That part of the canal that lies in the parietal and squamosal is the terminal tube only of the line, for it lodges no sense organ. The sixth or penultimate tube of the line is a long one, and is directed almost directly laterally. The corresponding tube in *Erythrinus* is considered by Sagemehl as the posterior portion of the canal itself, and is said by him to open on to the postero-lateral corner of the frontal. It is, in *Macrodon*, directed toward and approaches somewhat the 9th. tube of the main infraorbital canal, and the arrangement would seem to suggest that if these two tubes should meet and fuse, it would produce an anastomosis of the two canals exactly similar to the one that is found in *Amia*. A little consideration, and more particularly a comparison with *Hydrocyon* and *Alestes*, shows that the normal fusion, if it were to take place, would be with the next posterior or 10th. infraorbital tube, that tube arising from the main canal between the postfrontal and squamosal bones.

Sagemehl says [64, p. 30] that one of the lateral canals of *Macrodon*, I can not make out which one, traverses his postfrontal bone. As his postfrontal is the sphenotic (postorbital ossification) of the nomenclature here employed, this is certainly an error. Sagemehl further says [p. 36]: "Bei den Characiniden ist, wie schon früher hervorgehoben wurde, das Postfrontale von der Schädeloberfläche in die Tiefe gerückt, indem der Dilatator operculi die obere Fläche des Postorbitalfortsatzes zur Insertion benutzt hat. Dadurch hat der ursprünglich kontinuierliche Schleimkanal an dieser Stelle eine Unterbrechung erfahren und ist in einen vorderen, supraorbitalen und einen hinteren, temporalen Abschnitt zerlegt worden". This, in so far as it relates to the sensory canals, is certainly an erroneous statement, for the main infraorbital canal is continuous, not only in *Macrodon*, but also in *Hydrocyon* and *Alestes*.

The supratemporal canal of *Macrodon* lies mainly in the so-called

parietal, but not, as Sagemehl's descriptions would lead one to suppose, entirely in that bone. It begins, in the mid-dorsal line, at a single pore that lies immediately superficial, or slightly posterior to the point where the hind edges of the parietals of opposite sides unite. The canal from there enters the so-called parietal, on either side, and curves laterally and latero-posteriorly through the posterior part of that bone, leaving it near the lateral end of its hind edge. It then enters the extrascapular, and continuing its course in that bone joins and anastomoses with the main infraorbital nearly opposite the extrascapular infraorbital organ. But one sense organ could be found in the canal on either side, and it lies in the so-called parietal. In both *Hydrocyon* and *Alestes* two organs were found in the canal on each side, one lying in the parietal and the other in the extrascapular, and it may be that a second organ was here overlooked in *Macrodon*. The one organ that was found in the latter fish is innervated by a branch of the nerve that innervates also the one extrascapular infraorbital organ and the posterior squamosal organ. This innervation, so exactly similar to that in *Scomber* [11], seems of itself sufficient to establish that the commissure is the homologue of the supratemporal canal, and not of the middle head line of pit organs, but it would have been much more satisfactory had I been able to also find the latter line of organs. But no pit organs whatever could be found. I, however, consider the homology unquestionable. That homology being accepted, a comparison with *Polypterus* shows, in a manner that seems to me most strikingly conclusive, that the homologue of one or both of the two mesial extrascapular bones on each side of the head of that fish, has fused, in *Macrodon*, with the hind edge of the parietal, thus producing a parieto-extrascapular. In *Alestes* the anterior edges of the fused extrascapular bones are distinctly evident. In *Macrodon* they are indicated by a faint line only. The extrascapular in each of these fishes, and hence probably in all the other *Characinidae* also, is thus not properly described as "ein kleiner, schuppenförmiger Deckknochen, welcher über dem Eingange zur Temporalhöhle gelegen ist, und über den nichts Besonderes zu bemerken ist" [64, p. 48].

The preoperculo-mandibular canal has the course shown in the figures and needs no special description here.

*Hydrocyon brevis*. The main infraorbital canal begins, in this fish (Figs. 13 and 14), at a pore that lies immediately ventral to the closely adjoining anterior and posterior nasal apertures. Starting from this pore the canal encircles the anterior, ventral and posterior aspects of the eye, traversing six circumorbital bones. The anterior one of these six bones lodges three sense organs, the postero-dorsal one two organs, and the other four bones one organ each. The postero-dorsal bone is the strict homologue of the bone that I have identified, in *Macrodon*, as the postfrontal bone of that fish. Leaving this bone the canal traverses, in succession, the squamosal, extrascapular, suprascapular and supraclavicular bones, the three latter bones lodging each a single sense organ of the line, and the squamosal lodging two organs. As the canal passes from the postfrontal to the squamosal, it anastomoses with the penultimate tube of the supra-orbital line; and as it traverses the squamosal it anastomoses with the dorsal end of the preopercular canal, this latter anastomosis taking place between the two squamosal organs.

The postfrontal bone of this fish, as in *Macrodon*, overlaps slightly and is loosely bound to the dorsal postorbital bone, but this is much less marked than in *Macrodon*. There is, in *Hydrocyon*, no bone lying posterior to, and continuing, as it were, the postfrontal, as in *Macrodon*, but there is a dermal bone lying anterior to, and closely connected with it. This latter bone would seem to be the homologue of the prefrontal bone of the *Stegocephali*, and also of the so-called supraorbital bone of *Esox* [49]. It is not found in *Macrodon*, and must not be confounded with the "praefrontale" of Sagemehl's descriptions. Whether it is the "Knochenlamelle" which Sagemehl says [64, p. 71] extends backward from the dorsal surface of the "praefrontale", or not, I can not definitely tell, but it would seem not.

The supraorbital canal of *Hydrocyon* begins at a pore that lies antero-mesial to the anterior nasal aperture, and from there runs almost directly backward through the nasal and frontal bones, and



then backward in the parietal until it reaches the anterior edge of the supratemporal canal, where it comes to the surface and ends in a single pore. The nasal lodges one sense organ of the line, the frontal four. A primary tube leaves the canal between each two successive organs and they all open on the outer surface by a single pore excepting only the fourth tube, which has undergone division and opens by two pores. The fifth, or penultimate tube runs laterally and backward to the lateral edge of the frontal and there fuses with the tenth infraorbital tube, which latter tube is given off as the infra-orbital canal passes from the postfrontal into the squamosal.

The supratemporal canal leaves the main infraorbital canal in the extrascapular, runs mesially and forward through the latter bone, mesially and then mesially and backward through the so-called parietal, and at the mesial edge of the latter bone unites with its fellow of the opposite side. The extrascapular lodges one sense organ of the canal, and the so-called parietal a second organ. The mesial one of two mesial extrascapular bones is thus here fused with the parietal, the lateral one of the two mesial extrascapulars being fused with the lateral extrascapular.

The preoperculo-mandibular canal is shown in the figures, and needs no special description in this connection.

*Alestes nurse*. The canals in *Alestes* are shown in figs. 15 and 16. They agree so closely with those in *Hydrocyon* that no detailed description of them is needed. Tubes 7 and 8 infraorbital are peculiar in that they extend backward so far that they overlap the preopercular canal, tube 8 overlapping the latter canal but slightly, but tube 7 extending a considerable distance beyond it on to the outer surface of the operculum. Tube 8 seemed to communicate directly with the preopercular canal, though this could not be positively established, thus here producing what might appear as, and might easily be mistaken for, a commissural line connecting the two main canals. The dorsal preopercular tube, like tube 7 infraorbital, extends backward a considerable distance on the outer surface of the operculum, and both of these tubes might easily be mistaken for branch canals.

On the left side of the head the fourth supraorbital organ was

enclosed in a small bone that morphologically formed part of the frontal, but was not completely fused with the remainder of that bone.

The outlines of the mesial extrascapular ossicle, although that ossicle was inseparably fused with the adjoining or perhaps underlying parietal, were easily traceable.

### Cyprinidae.

*Carassius auratus*. Fig. 17 shows the course of the canals in this fish, and also their relations to the cranial bones.

The dorsal one of the chain of infraorbital bones is evidently the dermal postfrontal of the fish, and it here has a postfrontal rather than a postorbital position.

The supratemporal canal leaves the main infraorbital canal as that canal traverses a small triangular extrascapular, and, running mesially, traverses the hind border of a parieto-extrascapular to unite, in the mid-dorsal line, with its fellow of the opposite side of the head.

The supraorbital canal anastomoses, by what is probably its penultimate primary tube, with the main infraorbital at the bend where the latter canal passes from the postfrontal bone into the squamosal. The terminal pore of the canal lies at or near the suture between the frontal and the parieto-extrascapular, the canal not entering the latter bone at all.

The preopercular canal, as it passes from the dorsal end of the preoperculum to join and anastomose with the main infraorbital in the squamosal, traverses the dorso-anterior corner of the operculum. But this section of the canal is certainly secondarily and not primarily enclosed in the operculum, for no slightest indication of a sense organ could here be found.

Sagemehl says [65, p. 507], as has already been stated, that, in the Cyprinidae, as in the Characinidae, the main canal is widely interrupted (*breit unterbrochen*) between the hind corner of the frontal and the front corner of the squamosal, by the "postfrontale", which latter bone pushes in between the other two bones. This is certainly not true of *Carassius* any more than of the three species of Characinidae examined, and it will be shown to be not true of *Moxostoma* also.

*Moxostoma aureolum*. The canals in this fish (fig. 18) all lie in the deeper layers of the dermis, each canal enclosed in a series of small, short, tubular ossicles. One or more short tubules leave the canal as it traverses each of these ossicles, and as each tubule opens on the outer surface by but a single pore, a line of pores, lying close together, and very evident, marks the exact course and position of each canal. Each and every ossicle doubtless lodges one or more sense organs, for, on the internal surface of each of the several ossicles that were examined, there were one or more projecting tubules, each of which gave passage to a nerve. Each of the main canals must therefore contain a relatively large number of organs, this being an elasmobranchian rather than a teleostean characteristic.

The main infraorbital canal begins on the side of the snout about halfway between the mouth and the nasal apertures, and from there runs backward below and then upward behind the eye in the usual manner. It then turns backward in a rounded angle, passes close above the dorsal end of the opercular opening, turns downward along the hind edge of that opening, and at about the horizontal level of the anterior, suborbital part of the line turns backward as the lateral line of the body. In the suborbital, and the ventral two thirds of the postorbital part of its course, the tubular ossicles that enclose the canal lie directly upon the external surface of, and are firmly bound to, but only in places ankylosed with a series of underlying membrane bones. These latter bones are thin and flat, and certainly represent a separate, membranous component of the lachrymal, suborbital and postorbital bones. Dorso-posterior to the dorsal postorbital bone the canal passes onto the outer surface of the dilatator operculi muscle, and the enclosing ossicles are here widely separated, by that muscle, from the underlying bones of the skull. Posterior to the dilatator muscle the canal comes in contact with the projecting posterior edge of the auto-squamosal (pterotic), and is firmly attached to it by membrane. It then passes superficial to the levator operculi muscle, and beyond that muscle turns downward behind the opercular opening; the enclosing ossicles here lying slightly behind and concen-

tric with the hind edge of the supraclavicular, strongly but loosely attached to that bone by membrane.

The supratemporal commissure arises from the main infraorbital canal slightly posterior to the hind edge of the auto-squamosal, and from there runs mesially and slightly forward approximately parallel to and slightly behind the dorso-posterior edge of the skull, between that edge and the first row of scales of the trunk. A small Y-shaped tubular ossicle encloses the point of origin of the canal from the main infraorbital canal. In this possession of a supratemporal canal enclosed in independent extrascapular ossicles, *Moxostoma aureolum* differs markedly from all the other Ostariophysi as yet referred to, and, if Sagemehl's statements can be depended on, must differ even from *Moxostoma sucetta*. For Sagemehl says, of all the Cyprinidae that he examined, that the extrascapulars are reduced to little scale-like bones lying at the hind edge of the squamosal, and that the supratemporal commissure lies, in all of them, in the parietals.

The supraorbital canal begins on the antero-mesial aspect of the anterior nasal aperture, and from there runs backward in a wavy line almost to the dorso-latero-posterior corner of the auto-squamosal (pteric), where it ends close to but not in communication with the main infraorbital canal. This course of this canal thus strongly resembles that of the same canal in *Macrodon*, while a very slight change in the position of the hind end of the canal would produce the arrangement shown by Cole [25] in *Chimaera*. In the anterior half of its course the canal lies directly superficial to the prefrontal and frontal bones of Sagemehl's descriptions of *Catostomus teres*, but widely separated from those bones by a thick, porous, dermal tissue. In the posterior half of its course it lies on the external surface of the dilatator operculi, and the ossicles that here enclose it, lie in the membrane that covers the outer surface of that muscle. In the anterior part of its course the enclosing ossicles lie in the outer edge of a vertical, membranous band that rises from the outer surface of an anterior prolongation of the membrane that covers the dilatator muscle, the membrane here lying close upon the outer surface of the frontal and prefrontal bones.



The preopercular canal lies along, and is attached by membrane to the outer edge of the preoperculum.

No mandibular canal was found.

Several short lines of what are apparently small pit organs were found, two of them, in the occipital region of the head, being especially marked. One of these two latter lines, the only one shown in the figures, was attached by a vertical band of membrane to that part of the hind edge of the skull that is formed by the parietal, in exactly the same manner that the ossicles that overlie the frontal and prefrontal bones are attached by membrane to those bones. This line of pit organs would seem to be the homologue of the middle head line of pit organs of *Amia*, and the fact that it is attached to the hind edge of the parietal, while the ossicles of the supratemporal commissure are not so attached, might perhaps be taken to indicate that the canal that is found in the other Cyprinidae and in the Characinidae, is the middle head line and not the supratemporal canal. I consider, on the contrary, that the presence of these two lines in *Moxostoma*, the one as a line of pit organs and the other as a canal line, establishes quite unquestionably that the canal line found in the Cyprinidae and the Characinidae is the supratemporal commissure and not the middle head line.

The latero-sensory ossicles of *Moxostoma* thus none of them, excepting only in certain parts of the infraorbital series, form integral parts of the regular cranial bones. They lie, in every case, in the dermis, superficial to the bones of which they usually form a part, and this position was considered by Sagemehl [64, p. 38] as a secondary one, as was also the presence of the thick covering dermis on the dorsal surface of the cranium. But the reasons given by that author in support of this conclusion certainly do not in any way apply to the bones of the infraorbital series of *Moxostoma*. These bones seem to indicate, on the contrary, that *Moxostoma* presents, in its latero-sensory canals, a primary condition, or at least a Holocephalan one, the latero-sensory ossicles not yet having fused with underlying membrane bones. A further, apparently also primary, or at least Holocephalan condition, is the large number of sense-organs in each of the canal lines.

*Tinea vulgaris*. In this fish the canals, as shown by Andres [12], seem to present exactly the same arrangement as in *Moxostoma*.

No mandibular canal is given in this fish, this confirming its absence in *Moxostoma*.

### Physostomi (Non-Ostariophysi).

*Muraenidae*. In Conger, as I have shown [9], the supraorbital canal traverses a nasal bone but does not traverse a frontal; the frontal section of the canal lying wholly superficial to the frontal bone, and being simply enclosed in a fibrous tube that has become largely chondrified. The canal anastomoses with the main infraorbital either by its terminal or its penultimate primary tube, it could not be definitely determined which, the anastomosis taking place at a bend in the infraorbital canal where it passes from the dorsal one of the infraorbital ossicles into the anterior end of the squamosal.

The dorsal infraorbital ossicle is, in position, and in its relations to the canals, a dermal postfrontal.

The squamosal lodges two sense organs of the main line and both of them are innervated by the ramus oticus, no organ innervated by a postfacial nerve being found in the bone. The latero-sensory component of the squamosal is thus morphologically shorter, posteriorly, than that of any of the fishes so far discussed. Whether the lacking component is wholly wanting in the fish, or is perhaps represented in a short cylindrical ossicle that encloses a short section of the canal that lies between the hind end of the squamosal and the supratemporal canal, could not be satisfactorily decided, for although no sense organ was found related to this short cylindrical ossicle, its positive absence could not be affirmed.

The supratemporal canal, on each side, is enclosed in two cylindrical ossicles, each of which lodges a sense organ, and the canals of opposite sides of the head unite in the mid-dorsal line to form a complete commissure. The two enclosing ossicles represent two mesial extrascapular elements; the lateral extrascapular being probably represented in the ossicle that encloses the anterior organ of the lateral line of the body.

The lateral canal of the body begins immediately posterior to the supratemporal commissure, and each organ of the line, so far back as was examined, is enclosed in a short cylindrical tube or scale of bone. The anterior one of these lateral-line scales or ossicles has, as stated above, the position of a lateral extrascapular.

The preopercular canal joins the main infraorbital directly opposite the lateral end of the supratemporal canal, having, in this, an unusual relation both to the latter canal and to the main infraorbital.

Anterior and middle head lines of pit organs are found, and also an ethmoidal sensory line, represented in part by a line of pit organs and in part by a short ethmoidal canal. This short ethmoidal canal touches and coalesces, in the middle part of its length, with the corresponding canal of the opposite side of the head, thus forming a short median canal, but not an ethmoidal cross-commissure. This is a distinctly plagiostomian feature, and has already been once referred to.

In *Ophichthys*, *Myrus*, and *Muraena* the arrangement of the lateral canals does not differ in principle from that found in *Conger*. In each of these fishes, however, the frontal section of the supra-orbital canal instead of being enclosed in a fibro-cartilaginous tube, is enclosed in what must be the frontal component of the completely fused bones of this part of the skull.

*Gymnarchus niloticus*. In this fish (fig. 29) the cranial latero-sensory canals are relatively large and are provided with a limited number, only, of relatively long, unbranching, and closed primary tubes. No one of the canals or tubes of the head, so far as could be determined either by surface observation or by injection, has any communication with the exterior, and the lateral canal of the body also seemed to have no such communication. As the canals of this fish must certainly have been developed exactly as they are in *Amia*, it follows that the primary tubes must once have opened on the outer surface of the head, and then, for some reason, have all been secondarily closed. The only recorded case that I know of that in any way approaches this condition, is that described in *Lota*, in which

fish Hyrtl is said [69, p. 371] to have found but four latero-sensory pores, two on either side, one at the end of the snout, and the other at the tail. In *Gymnarchus* the secondary closure of the tubes is quite certainly, as will be shown, in some way related or correlated to a functional adaptation of the latero-sensory canals to the sense of hearing.

The supraorbital canal of *Gymnarchus* begins at the antero-lateral end of the crook-shaped nasal bone of Erdl's descriptions [35], runs at first antero-mesially and then mesially along the anterior edge of the snout, then dorsally and dorso-laterally across the anterior edge of the snout, and finally dorso-posteriorly along the dorsal surface of the snout; following, in this course, the curved line of the crook of the nasal bone and then the straight line of the shank of that bone. In this part of its course it lay, in the two specimens examined, in an open groove on the outer surface of the nasal bone, and not in a closed bony canal. Leaving the nasal the canal lies, for a short distance, in the dermis, along the latero-dorsal edge of a bone called by Erdl the "*Pars nasalis ossis frontis*", which bone is apparently the homologue of the median, primary ethmoid of Sagemehl's descriptions of other fishes. In its course along the dorso-lateral edge of this bone, the supraorbital canal lies dorso-mesial to the nasal sac, the nasal bone, positively identified by its relations to the supra-orbital canal, apparently having no direct relations whatever to the nasal sac, unless it be by its hind end; the anterior part of the bone lying wholly anterior to the sac. The prefrontal part of the canal, as a whole, lies, however, mesial or antero-mesial to the two nasal apertures, as it does in all teleosts. Having passed the hind end of the nasal sac the supraorbital canal enters a groove on the dorso-lateral edge of the frontal and here soon, as it crosses the dorsal surface of the antorbital process, becomes wholly enclosed in the frontal. Posterior to the antorbital process the canal again lies for a certain distance in an open groove near the lateral edge of the frontal, and then again entering that bone, and there turning latero-posteriorly, traverses what Erdl calls the outer process of the bone; and, at the outer end of that process, anastomoses with the main



infraorbital canal as that canal passes on to the anterior edge of the squamosal. At the point where it turns laterally to join the main infraorbital, a primary tube is sent directly backward, in the line of, and as a direct continuation of the canal anterior to that point, this being the only tube that could be found in this canal. There was, in the specimen used for illustration, one sense organ in the canal posterior to the point of origin of this tube, and ten anterior to it. The anterior four organs were found in that part of the canal that lies in the groove in the nasal bone, and the remaining organs all in relation to the frontal, as shown in the figure

The main infraorbital canal begins at the anterior end of the lateral edge of the "Nasenmuschel" (bone No. 4) of Erdl's descriptions, there lying in an open groove on the thickened lateral edge of that bone. At about one half, or two-thirds the length of this bone, the canal passes into a groove on the anterior one of the orbital bones (bone 32) of Erdl's descriptions, this bone being attached to the lateral edge of the posterior portion of the Nasenmuschel (bone 4). Beyond this first orbital bone the canal continues backward traversing a groove in each succeeding orbital bone until it reaches the most posterior bone of the chain, in which bone it may either still lie in an open groove, or become entirely enclosed in the bone by the formation of a very delicate roof above the groove. Beyond this latter bone the canal enters a groove on the outer surface of the squamosal, and there immediately anastomoses with the terminal tube of the supraorbital line. It then turns downward and backward, at a sharp angle, and so continues until it meets and anastomoses with the dorsal end of the preopercular canal, lying, in this part of its course, in a large groove on the outer surface of the curved inferior arm of the squamosal; which groove is probably the "Knochenkanal" of Erdl's descriptions.

Posterior to the preopercular canal the main infraorbital canal has a curved course, lying, at first, on the dorsal surface of the inferior arm of the squamosal, that bone not here being grooved, and then in the tissues immediately external to the postero-lateral edge of a part of bone 14 of Erdl's descriptions, that bone certainly being

the lateral occipital. It then enters and traverses, in succession, the superior and inferior "Scapulae" of Erdl's descriptions, those two bones being, respectively, the suprascapular and supraclavicular. Between the points where the canal enters the anterior edge of the squamosal and the anterior edge of the suprascapular, it lies along the ventral margin of the "äussere Gehöröffnung" of Erdl's descriptions, immediately internal to the ventral border of the so-called "Gehördeckel". And about midway between the dorsal end of the preopercular canal and the anterior edge of the suprascapular it gives off the supratemporal canal.

Four primary tubes, and but four, were found in the full length of the main infraorbital canal. The anterior one of these tubes arises from the canal near the hind end of the third from the last orbital bone, or between that bone and the second from the last. It is a relatively long tube, directed backward along the outer surface of the muscles of the cheek. The second tube arises from the canal slightly posterior to the point of anastomosis with the supraorbital canal, and is undoubtedly the double tube formed where these two canals anastomose. It runs backward immediately superficial to the main canal, and extends to the level of the dorsal end of the preopercular canal. No tube was found where this latter canal anastomoses with the main infraorbital. The third tube of the latter canal arises from it just before it enters the suprascapular, and the fourth tube as it passes from the latter bone into the supraclavicular. These two latter tubes are short ones, the one directed downward and backward, and the other upward and backward.

There were in the full length of the main infraorbital canal, in the specimen used for illustration, thirteen sense organs. The most anterior one of these organs lies in that section of the canal that lies in the groove on the lateral edge of the Nasenmuschel, the next seven organs lying, one in each one of the seven bones of the so-called orbital series. The so-called Nasenmuschel is thus simply the most anterior one of what is usually described as the infraorbital chain of bones; and the most posterior so-called orbital bone is the dermal postfrontal. Posterior to this latter bone the next two organs

of the line, Nos. 9 and 10, lie in the squamosal, one immediately posterior to the point of anastomosis with the supraorbital canal, and the other immediately posterior to the point of anastomosis with the preopercular canal; this last organ being innervated by a branch of the postfacial nerve that innervates also the organs of the supratemporal canal. The 11th. organ lies in the main canal slightly posterior to the point of origin of the supratemporal canal, and the 12th. and 13th. organs in the suprascapular and supraclavicular bones respectively.

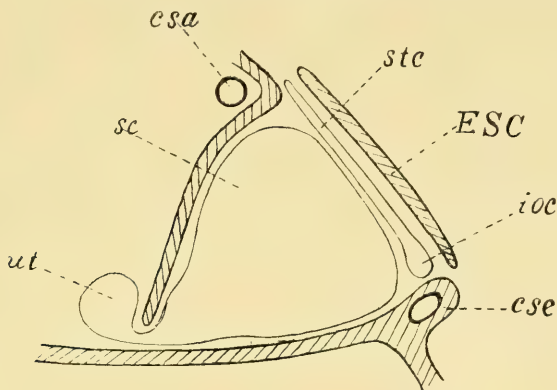
The preoperculo-mandibular canal is fully shown in the figure, and no special description of it is here needed.

The supratemporal canal is greatly enlarged at its point of origin from the main infraorbital, the latter canal being also here enlarged, so that a rather large sinus is formed which lies in the membranous tissues that cover and close the "äussere Gehöröffnung" of Erdl's descriptions. The supratemporal canal runs antero-mesially across the Gehöröffnung, there lying in a groove on the inner surface of the Gehördeckel, the groove leading on to the inner surface of a process of the Gehördeckel that projects antero-mesially beyond the Gehöröffnung onto the outer surface of the dorsal arm of the squamosal. The squamosal is here slightly grooved to receive the tube, the tube ending blindly slightly beyond the apex of the process. There are two sense organs in the canal, and a short primary tube arises from the canal between them, this tube perforating the Gehördeckel and then there ending blindly.

The Gehördeckel of Erdl's descriptions of *Gymnarchus*, and hence also of his descriptions of *Mormyrus*, must then certainly be an extra-scapular (supratemporal) bone, and as such Dr. Boulenger writes me that he also considers it; adding that his statement [17, p. 164] regarding the *Mormyridae* in general should have been corrected from "supratemporal . . . covering the greater part of the parietal bone" to "covering the parietal or squamosal".

The "äussere Gehöröffnung" of Erdl's descriptions of *Gymnarchus* is the surface opening, or mouth, of a large pit, the anterior half of which is bounded by the squamosal and petrosal bones and the

posterior half by the epiotic (exoccipitale), suprascapular and lateral occipital. The ventral wall of the pit, the wall that alone separates the pit from the pharyngeal cavity, is very thin throughout a large part of its extent, this thin portion lying ventro-mesial to, and being enclosed within, the arch of the horizontal semicircular canal of the ear. The pit consists of two portions, a larger external and a smaller deeper one, the latter portion forming a pit-like depression in the bottom of the larger portion. A large opening in the posterior wall of the pit-like depression leads backward into a large recess which is separated from the larger external portion of the pit by a thin shelf



Cut 1.

Diagrammatic transverse section of the acustico-temporal pit of *Gymnarchus*. showing the relations of the sacculus to the supratemporal latero-sensory Canal.

of bone. This recess lodges the lenticular-shaped lagena of the membranous ear, with its enclosed otolith, the pit-like depression lodging a small inner portion of the sacculus, that portion of the sacculus containing the macula ac. sacculi, and enclosing the saccular otolith. This inner or deeper portion of the sacculus is connected with the lagena by a short, small tube, and with the utricle by a similar tube which traverses a small foramen in the bottom of the pit-like saccular depression. The remaining, larger, external portion of the pit is almost completely filled by a large, balloon-like distension of the non-sensory portion of the sacculus, which projects upward to the level of the mouth of the pit and there lies closely against a delicate membrane which alone separates it from the supratemporal, and ad-



joining portions of the main infraorbital, latero-sensory canals. This part of the sacculus is the "schwimmblasenartigen Organe" of Erdl's descriptions. The pit lodges no portion of the Pars superior of the membranous ear, the utriculus lying wholly within the cranial cavity, and the semicircular canals partly in that cavity and partly enclosed in the bone or cartilage of the skull. The pit extends inward through the space enclosed between the utriculus and the external semicircular canal, the external opening of the pit accordingly lying dorsal or dorso-mesial to the latter canal. This is all shown diagrammatically in the accompanying cut. The posterior half of the ventral edge of the pit is cut away somewhat, so that the pit may be said to here lead onto, rather than to open onto, the posterior surface of the skull.

If now this large pit of *Gymnarchus* be compared with the temporal-hole of *Erythrinus*, as shown in Sagemehl's [64] figures 3, 4, and 11, it will be seen that if the hole in this latter fish were to be deepened, in its posterior portion, it would necessarily open into, and incorporate into itself the cavity of the bulla acustica lagenaris. Slight changes in the position of the outer edge of the hole, intermediate stages of which are shown in the Cyprinidae, would then produce the pit of *Gymnarchus*, which pit is thus certainly formed by the fusion of the temporal groove (Temporalhöhle) of Sagemehl's descriptions of other fishes, with that part of the labyrinth that lodges the sacculus and lagena. The pit may accordingly be called the acustico-temporal pit. The extrascapular bone of the fish would quite naturally become a cover to it, for it in part covers the temporal groove in *Amia* and certain other fishes.

We thus have, in *Gymnarchus*, through the intermediation of the latero-sensory canals and the acustico-temporal pit, an auditory apparatus that is functionally quite exactly similar to the amphibian ear. For it is plainly evident that whatever vibrations, or variations of pressure, are impressed upon the fluid that fills the latero-sensory canals of *Gymnarchus* must be at once transmitted to the endolymph of the tightly distended sacculus, just as similar vibrations are transmitted [44], in Amphibians, through the fluid that fills the perilymphatic

spaces to that that fills the sacculus and lagena. And the enclosure of the canals of *Gymnarchus* in open grooves instead of closed bony canals, and the complete closure of the canals themselves, by the closing of their primary pores, would certainly together facilitate the reception and transmission of vibrations from the exterior to the sacculus. Have we then here simply two wholly unrelated though functionally equivalent arrangements, evolved independently in the vertebrate series? Or are they directly related, developmentally, one to the other? An anatomical objection that at once suggests itself to the latter supposition is that the latero-sensory spaces of *Gymnarchus* lie wholly external to the perichondrial membranes, while in amphibians the perilymphatic spaces lie wholly internal to those membranes, the membrane of the fenestra vestibuli being said to be derived from the perichondrium of the outer surface of the chondrocranium. But if the acustico-temporal pit of *Gymnarchus* has the origin I ascribe to it, the greatly distended sacculus must lie in part wholly external to the chondrocranium and its enclosing membranes, in the greatly enlarged temporal groove of the fish. If then, in the further development of the organ, the sacculus should be withdrawn again within the chondrocranium, or if it should become secondarily re-enclosed in the skull by the closing of the external opening of the acustico-temporal pit, the functionally associated portions of the latero-sensory canals would naturally follow it and share a similar fate. This enclosed section of latero-sensory canal could then acquire a considerable inter-aural extension, that thin portion of the auditory wall that separates the saccular and pharyngeal cavities could become secondarily perforated by the fenestra vestibuli, as Harrison sets forth, and the amphibian ear would be acquired. The functional and anatomical agreement is much too complete not to warrant the suggestion of a developmental relationship, and the origin and acquired function of the perilymphatic spaces of the amphibian ear would be not only naturally, but beautifully explained. For the perilymphatic spaces of the ear would thus, as it were, be the result of a confluence and subsequent condensation of canals produced by the involution of those anterior and posterior portions of the latero-sensory system that were

not included in that primary involution that gave rise to the vesicle of the inner ear. The extrascapular bone, already naturally perforated near its centre, would foretell, for it would hardly seem possible that it could represent, the annulus tympanicum.

Further reference should here be made to the Nasenmuschel of Erdl's descriptions. This bone is said by Erdl to form an anterior continuation of the chain of orbital bones, and is said to be perforated by a foramen for the passage of the olfactory nerve. This led me to suggest, in an earlier work [3, p. 454], that this bone might be the homologue of the posterior process of the premaxillary of *Amia*, and that it, and also the process in *Amia*, were perhaps sensory ossicles developed in relation to the nasal sac. My present work shows that this opinion, whether a proper one or not, was not based on fact. The Nasenmuschel, as already stated, lodges, in a groove on its lateral edge, the anterior section of the main infraorbital canal. This part of the bone is thickened, as is also the anterior edge of the bone, anterior to the anterior end of the sensory groove. The remainder, or body of the bone is simply an exceedingly delicate plate that is continuous with the deeper layers of this thickened anterior, or antero-lateral edge of the bone; the thickened edge of the bone thus rising above the body of the bone. The entire bone is oval in general shape, is convex internally, and concave externally; and it immediately underlies and hence lodges, and protects from beneath, the nasal sac. The sensory epithelium of the sac lies mainly in the anterior third or half of the bone, and the olfactory nerve reaches it by passing over, that is superficial to, the mesial edge of the bone, its place of passage being marked by a slight and evenly rounded incision. The nerve does not traverse the bone, as Erdl states, and the body of the bone is not even perforated by a foramen such as Erdl shows. The olfactory nerve, as it passes over the edge of the bone is enclosed in tough fibrous tissue that is closely attached to the edge of the bone, and this tissue may, perhaps, ossify in older specimens, thus in that case giving rise to the condition described by Erdl. Whether there are here two bones, of different origin, fused, or not, I can not decide. If there be, the bone that lodges the nasal

sac may be, as I was formerly led to conclude, the homologue of the posterior process of the premaxillary of *Amia*, and hence, also, of the deeper, membranous portion of the so-called ethmo-nasal bone of *Lepidosteus*, this bone in each of these three fishes then perhaps being a latero-sensory ossicle developed in relation to the olfactory organ. For, notwithstanding the very positive neurological opinion that the nose is not a latero-sensory organ, it certainly may be such an organ, or a strictly homologous one, if Brauer [18] is correct in his conclusion that the olfactory organ, the ganglion ophthalmicum, and the auditory organ are all three homodynamous.

*Esox*. Fig. 6 gives a lateral view of an embryo of *Esox americanus*, 22 mm long. The drawing for this figure was made in 1887—88, and it is reproduced here simply to show that, in this fish, the supra-orbital canal will quite undoubtedly anastomose with the main infra-orbital by its terminal tube; that the middle head line of pit organs is very strongly developed, even at this age, consisting, as it does, of seven relatively large sense organs on each side; and that the supratemporal canal is represented by a single large sense organ only. It also shows a curved line of smaller organs, on each side, in the ethmoidal region, these organs undoubtedly representing the ethmoid commissure; and a line of similar organs approximately parallel to the dorsal edge of the mouth. This latter line I [3, p. 441] have already shown to be quite undoubtedly the homologue of the horizontal cheek line of pit organs of *Amia*. Still another line of still smaller surface organs is seen immediately posterior to the nasal pit. This line has no apparent homologue in *Amia*, but I found a similar line in *Conger*, in which fish it is innervated by a branch of the superior ophthalmic nerve. The position of this line of organs agrees fairly well with that of the surface openings of the 2nd. group of ophthalmic ampullae of my descriptions of *Mustelus* [8], but whether there is here a possible homology, or not, I would not venture to say.

Sketches that I have of older embryos of *Esox americanus* show that the dorsal postorbital, or postfrontal organ is first enclosed in an anterior prolongation of the squamosal canal, independently of the anterior part of the infraorbital line, and that, as in *Amia* and the



other fishes already referred to, the dorsal bone of the postorbital series is a dermal postfrontal.

Figs. 19, 20 and 21 show the canals and surface sense organs in an adult *Esox lucius*, and fig. 22 shows the canal bones of the skull and their related sensory organs. The position, in this latter figure, of the posterior organ of the left supraorbital canal leaves some doubt as to whether that canal anastomoses with the main infraorbital by its terminal or penultimate tube.

The squamosal has a post-preopercular portion that lodges an organ innervated by a postfacial nerve. There is a single extrascapular bone, and it lodges one organ of the main infraorbital line, and also the one organ of the supratemporal canal. The suprascapular is not traversed by the main infraorbital canal, the bone lying internal to a groove in the dermis that looks like a large and elongated primary pore but is in reality a break in the canal, between its extrascapular and supraclavicular sections. The suprascapular organ not having developed, the related latero-sensory ossicle is also wanting. The postfrontal bone, instead of being postorbital in position, has approximately the position of the corresponding bone in *Amia*.

The parietal is distinctly grooved beneath the strongly developed middle head line to pit organs.

There is a small so-called supraorbital bone which has no relations whatever to the lateral canals.

*Salmo namaycush*. Figs. 24, 25 and 26 show the pores of the latero-sensory canals and the lines of surface organs on the head of one specimen of this fish, and fig. 23 shows the related bones of another specimen. The drawings used for these figures were made in 1887-88, and the positions of the organs in the canals was not determined.

There is, in this fish, and also in *Salmo fontinalis*, of which I also have sketches, a well developed ethmoidal commissure of pit organs, and also well developed anterior and middle head lines of the same organs. The anterior head line extends backward until it meets the middle head line, recalling, in general appearance, the arrangement shown by Cole [25] in *Chimaera*, where the supraorbital canal meets and anastomoses with the supratemporal canal. But these two arrange-

ments could naturally only be homologous if the middle head line of *Salmo* was homologous with the supratemporal canal of *Chimaera*.

The supraorbital canal traverses the nasal and frontal bones, and anastomoses with the main infraorbital canal by what is apparently its terminal tube, the anastomosis taking place at the anterior end of the squamosal.

The main infraorbital canal traverses the circumorbital bones, as shown in the figure, and the dorsal one of the three bones usually considered as the postorbital bones, is quite certainly the postfrontal of the fish. As in *Scomber* [11], the infraorbital canal, as it passes from the dorsal edge of this postfrontal bone to the anterior end of the squamosal lies for a short distance in the dermis only. In *Salmo salar* and *Salmo fario*, Schleip [66] says that the anterior bone of the suborbital chain is not traversed by the infraorbital canal, that canal beginning in the second bone. This anterior bone, shown in Parker's figure of *Salmo salar*, must be found also in *Salmo namaycush*, but it is not shown in my sketches doubtless simply because it was not traversed by the sensory canal. It would seem to be developed in relation to the hind end of the ethmoidal line of pit organs, and hence to be the antorbital bone of the fish.

The sphenotic (postorbital ossification) does not, in *Salmo namaycush*, come to the outer surface of the skull, as Parker shows it in *Salmo salar*. Its dorsal surface even seems, in my drawings, to lie directly internal to, and to give support to a projecting corner of the frontal.

A dermal, latero-sensory component of the squamosal is shown, apparently quite easily separated from an underlying auto-squamosal or true pterotic.

The extrascapular is represented, in the two sketches that I have, by one lateral ossicle and two or more mesial ones. The lateral ossicle encloses a section of the main infraorbital canal, and doubtless lodges a single sense organ of that line. The mesial ossicles enclose the supratemporal canal, the canals of either side anastomosing in the mid-dorsal line. In one of my sketches, said to be of an unusually large specimen, there are four of these mesial ossicles on each side. In the other, which only shows the canal of one side, there are two

ossicles on that side and a third one that is apparently median in position. In *Salmo salar*, Parker says there are no "conspicuous supratemporals", but Schleip says that these bones are represented, in embryos of this same fish, by a large number of disconnected little plates. Extrascapular bones accordingly undoubtedly exist in the adult *Salmo salar* exactly as in *Salmo namaycush*. Parker describes, as a supratemporal that is "worth description", a bone that belongs to the preopercular series.

Posterior to the lateral extrascapular ossicle, the main infraorbital canal traverses the suprascapular and then the supraclavicular.

Nothing in any way resembling the system of "drain-pipe-like canal-bones" of Collinge's [30] descriptions of *Salmo salar* were found, and I can not but believe that that authors descriptions are, in this respect, wholly erroneous.

*Coregonus clupeiformis* (J. and E.). The drawings of this fish were made in 1887—88. Fig. 27 shows the latero-sensory canals and their related bones, and both the canals and the bones agree so closely with those of *Salmo* that no detailed description is needed.

The supraorbital canal has anastomosed with the main infraorbital by what is apparently its penultimate tube. The postfrontal bone is somewhat detached from the more anterior bones of the postorbital series. The squamosal apparently lodges a post-preopercular sense organ. The extrascapular, on each side, is represented by two bones, a lateral and a mesial one; the lateral bone apparently lodging one sense organ of the main infraorbital line and also one belonging to the supratemporal canal.

*Alosa sapidissima* (J. and E.). The drawings of this fish were made in 1887—88, and are reproduced in fig. 28.

The postfrontal is apparently represented in a small ossicle that forms the dorsal one of the postorbital series. The extrascapular is a single, triangular or V-shaped bone, and it apparently lodges one sense organ of the main infraorbital line and one of the supratemporal line, thus apparently here agreeing exactly with what I have described in *Esox*.

*Heterotis Ehrenbergi*. In this fish the supraorbital and infraorbital canals anastomose, according to Hyrtl's [50] descriptions, be-

tween the postfrontal and squamosal (mastoideum) bones; and the supratemporal canal traverses the so-called parietal. This latter fact, so characteristic of the Characinidae and Cyprinidae, is of interest because *Heterotis* is said to possess the beginnings of a Weber's apparatus.

### Anacanthini.

*Gadidae.* In *Gadus* the supraorbital canal is said by Cole [26] to anastomose with the main infraorbital at a bend in the latter canal, between what Cole designates as the "6th. suborbital or 2nd. postorbital ossicle" and the "postfrontal or sphenotic bone". This anastomosis would appear to be by the terminal tube of the supraorbital line, but it may be that that tube has fused with the penultimate tube of the same line, the anastomosis thus involving the latter tube also: for there is a tube lacking between organs 4 and 5 supraorbital that could be as well thus accounted for as by the assumption that it has aborted, or that it is represented by the small blind sac said by Cole (p. 151) to be found partly opposite and partly anterior to organ 4. Tube 4 has fused in the mid-dorsal line with its fellow of the opposite side to form what Cole calls the supraorbital commissure, but the term commissure must not here be taken to imply a cross-commissural canal, such as is represented in the ethmoidal and supratemporal commissures of certain fishes, for there are in this commissure of *Gadus*, as in the corresponding commissure of *Lepidosteus*, simply two primary tubes, one belonging to the canal of either side of the head, that have met and fused in the mid-dorsal line.

The infraorbital canal traverses a series of six so-called suborbital bones, the 6th. or most posterior of which is also considered by Cole as the 2nd. postorbital bone. This latter bone lodges the tenth sense organ of the line, and this organ is innervated by the second branch of Cole's outer buccal nerve, the first branch of that nerve being the oticus, which innervates organ 11 in the squamosal. Between these two organs, Nos. 10 and 11, the canal comes into relations both with the frontal and the so-called "postfrontal or sphenotic", but it is only partly enclosed in the frontal and simply lies on the dorsal surface of the sphenotic. These two bones thus do



not contain true latero-sensory components of the main infraorbital line, and the dermal postfrontal of the fish is certainly, if it be not absent, represented in the so-called 2nd. postorbital bone. Cole's "postfrontal or sphenotic" is then the postorbital ossification of my nomenclature; that is an auto-postfrontal or true sphenotic. These conclusions I have already had occasion to state in an earlier work [4, p. 368].

The squamosal lodges but a single sense organ, and that organ is said to be innervated by the ramus oticus. There is thus in this fish, as in Conger, no squamosal organ innervated by a postfacial nerve, and the latero-sensory component of this bone is, as in Conger, short by that amount. This lacking latero-sensory component of *Gadus* may be represented in the so-called 3rd. supratemporal ossicle of Cole's descriptions, this ossicle then here being found unfused with the facial element of the squamosal. This I have already suggested in two of my earlier works (Nos. 4 and 9).

The supratemporal canal contains two sense organs, each lodged in a small ossicle, and these two ossicles, together with Cole's fourth supratemporal ossicle, which lodges a sense organ of the main infra-orbital line, represent the extrascapular of the fish. Cole's third supratemporal ossicle quite certainly does not form part of this bone.

The posttemporal, or suprascapular bone is said to lodge no sense organ, agreeing in this with the corresponding bone in *Esox*. Whether it is traversed by the lateral canal or not, I can not tell from the descriptions. Cole says that the bone "comes to the surface of the skull and supports the next 9 mm. of the lateral canal".

No supraclavicular is described.

#### Pleuronectidae.

*Pleuronectes*. In *Pleuronectes*, Cole and Johnstone [27] say that the bone designated by them as the last or most posterior supratemporal ossicle corresponds to the 2nd., 3rd. and 4th. supratemporals of the cod fused together. This supratemporal ossicle would therefore seem to lodge organ 15 infraorbital of their descriptions, that organ of *Pleuronectes* evidently corresponding to organ 3 of the lateral line of Cole's descriptions of *Gadus*. The position of the organ is not

however definitely given, and it may be that it lies in the hind end of the squamosal, as it will be shown to do in *Hippoglossus*, the posterior supratemporal ossicle then being a lateral extrascapular. The innervation of organ 15, on the eyeless side of *Pleuronectes*, is said to be by the "ramus supratemporalis X", while on the ocular side it is by the ramus oticus, this latter innervation being a marked departure from what is known in other fishes.

After leaving this so-called posterior supratemporal ossicle the canal is said to at once enter the pterotic (squamosal) and to there immediately receive the hyomandibular (preopercular) canal. The canal is then said to traverse the remaining portion of the pterotic (squamosal) and then the sphenotic (postorbital ossification), and on leaving the latter bone to enter the frontal, where it anastomoses with the supraorbital canal. After this last anastomosis the main infraorbital turns sharply downward and traverses a "chain of slender suborbital ossicles, the posterior of which are sometimes called the postorbitals, and the last of which is attached to the frontal".

In the section of canal that is included between the points where it anastomoses with the preopercular and supraorbital canals there are said to be two sense organs, both of which are innervated by the oticus. The posterior of these two organs certainly lies in the squamosal. The anterior one would seem, by comparison of the several figures, to lie in the frontal, and it is, as will be shown below, found in the frontal in both *Hippoglossus* and *Rhombus*. The sphenotic (postorbital ossification) of *Pleuronectes* thus probably does not lodge a sense organ, and the section of canal said to be enclosed in the bone must therefore be secondarily so enclosed. Wishing to satisfy myself regarding this I have had two skulls of *Pleuronectes platessa* prepared, one of them being about one-half the length of the skull shown in Cole and Johnstone's figures and the other about one third the length. In the larger skull, the sensory canal, as it traverses the sphenotic (postorbital ossification), simply lies in a deep groove on the dorsal surface of that bone. In the smaller skull it has a similar relation to the bone on one side of the head, but on the other side it is enclosed in the bone for about one half its length. It is

thus evident that the almost complete enclosure of the canal in the bone, shown by Cole and Johnstone, is secondary, exactly as the enclosing of the same section of the canal in this same bone has already been shown to be in *Ameiurus*.

The other canals in *Pleuronectes*, and also the significance of the presence, in the frontal, of a sense organ of the infraorbital line, will be discussed after the canals in *Hippoglossus* have been described.

*Hippoglossus vulgaris*. Traquair [70] has given the general course of the latero-sensory canals in this fish, and also their general relations to the cranial bones, but he does not give the number and positions either of the primary tubes or of the sense organs.

A series of sketches that I have, made in 1887—88, give the primary tubes and the numerous surface pores of the system, as well as the general course of the main canals, but they also do not show the positions of the sense organs, which is of primary importance. I have accordingly had dissections made of the fish, in my laboratory here, in order to determine the positions of those organs that I consider of importance in the present discussion, and also to control the course of the canals and their relations to the cranial bones.

The primary tubes of this fish undergo repeated dichotomous division, much branching dendritic systems, with numerous surface pores, thus arising: but, contrary to what is found in the other fishes that I am familiar with, the branches of these dendritic systems lie, in almost every instance, wholly in the dermis, the related bones enclosing simply the unbranching trunks of the systems, or the half trunks resulting from a first dichotomization.

The main infraorbital canal of the ocular side begins (fig. 30), as Traquair has stated, antero-ventral to the right eye, and from there encircles the ventral and posterior margins of the eye, traversing a series of small tubular ossicles, not shown in the figure. There were eleven of these ossicles in one of the specimens dissected and nine in another, the dorso-posterior ossicle being, in both specimens, somewhat larger and stouter than the others. This latter ossicle is, in position, the dermal postfrontal of the fish, and the innervation, in *Pleuronectes*, of the organ it encloses, by the first branch of the outer buccal nerve of

Cole and Johnstone's descriptions, is in accord with the supposition that it is that bone. It is attached, at its dorsal end, to a slightly raised ridge on the rounded lateral surface of the right frontal bone, and a primary tube leaves the canal either between these two bones, or enclosed in the dorsal portion of the postfrontal. The former arrangement apparently pertains on the left side of the fish, and the latter on the right side; and it will be shown, below, that the tube here concerned is quite undoubtedly one half of the double primary tube formed where the main infraorbital canal anastomoses with the terminal tube of the supraorbital canal.

Having traversed the postfrontal and entered the frontal bone, the main infraorbital canal turns sharply backward and traverses the posterior third, approximately, of the frontal. It then immediately enters the squamosal (pteric) and traverses that bone and then the lateral extrascapular and suprascapular bones. As it passes from the frontal into the squamosal it does not come into any direct relations with the sphenotic (postorbital ossification), that bone being entirely cut off from the dorsal surface of the skull by overlying portions of the frontal and squamosal. This in itself shows that, in *Pleuronectes*, the enclosing of the canal in the sphenotic (postorbital ossification) must be secondary.

Between the frontal and squamosal a primary tube is given off by the main infraorbital canal, and this tube frequently undergoes complete dichotomization, two independent tubes then arising from the canal, one between the frontal and the squamosal (pteric) and the other in the frontal slightly anterior to its hind end. This arrangement was found on the right side in two of the specimens examined, and on the left side in a third; and the two tubes were, in two of the three instances, quite widely separated from each other. No sense organ was, in any instance, found in the canal between the two tubes, which proves conclusively that they are simply parts of a single primary tube that has undergone complete dichotomization. Near the hind end of the squamosal the canal anastomoses with the dorsal end of the preopercular canal, the resulting double tube arising from the preopercular canal near its dorsal end. As the canal traverses



the lateral extrascapular it gives off the supratemporal canal, a primary tube arising from the canal between the squamosal and the extrascapular, and also between this last bone and the suprascapular. The canal does not traverse the supraclavicular, the dorsal end of that bone lying internal to the canal as it passes from the suprascapular into the first scale of the lateral line.

In that section of the main infraorbital canal that is enclosed in the hind end of the frontal, posterior to the point where the canal anastomoses with the supraorbital, there is one sense organ, and it is innervated by an anterior branch of the ramus oticus. In the squamosal there are two organs, one anterior to the point of anastomosis with the preopercular canal, and the other posterior to that point. The anterior squamosal organ is innervated by a posterior branch of the ramus oticus, and the other organ by an anterior branch of what is undoubtedly the supratemporal branch of the nervus lineae lateralis vagi, though it was not traced to its central origin. Two other branches of this same supratemporal nerve innervated the two organs of the lateral extrascapular, one of which organs lies in the main infraorbital canal opposite the point of origin of the supratemporal canal, and the other in the latter canal.

On the eyeless side of *Hippoglossus* the main infraorbital canal differs from that on the ocular side only in that the canal begins in what Traquair calls the anterior suborbital ossicle instead of beginning in the next posterior ossicle. This so-called anterior suborbital ossicle, on either side, is apparently the lachrymal of the fish. The one on the eyeless, or left side is shaped much like the left lachrymal of Cole and Johnstone's figure of *Pleuronectes*, and has a similar attachment to the left prefrontal (lateral ethmoid). The right lachrymal has an external surface outline resembling that of *Pleuronectes*, but its middle portion is thickened internally so as to there become a wedge-shaped bone, the edge of the wedge being forced in between the prefrontal (lateral ethmoid) and maxillary, and the lachrymal articulating, by a moveable, sliding surface, with each of the latter two bones.

There is thus, on both sides of the head of *Hippoglossus*, one

organ of the main infraorbital canal enclosed in the frontal bone, the organ having a position in the canal, and an innervation, that corresponds to that of the anterior squamosal organ of *Amia*, *Lepidosteus*, *Scomber* and *Conger*. If it be the homologue of that organ in those fishes, as seems so evident, its position in the hind end of the frontal of *Hippoglossus* can be explained only by the assumption that a latero-sensory ossicle which, in *Amia* and the three other fishes mentioned, has fused with the squamosal to form the anterior part of the dermal component of that bone, becomes, in *Hippoglossus*, fused with the hind end of the frontal; and as I find the same arrangement in *Rhombus*, and *Cole* and *Johnstone* describe it also in *Pleuronectes*, it may be characteristic of the *Pleuronectidae*. In *Hippoglossus*, the so-called lateral, or postorbital process of the sphenotic (postorbital ossification) lies approximately opposite and ventral to the sutural line between the frontal and squamosal bones, considerably posterior to, and out of all direct relations to the eyeball. In *Pleuronectes* the postorbital process has similar relations to the eyeball, but the sphenotic has pushed upward between the frontal and the squamosal, and separated those bones by a considerable interval. In *Ameiurus* the bones here concerned have relations to each other, and to the orbit, similar to those in *Pleuronectes*, but there is no infraorbital organ in the frontal bone, the one otic organ that lies anterior to the dorsal end of the preopercular canal lying between that canal and the postorbital process, in exactly the position of the one antepreopercular otico-squamosal organ of *Pleuronectes*. The frontal otic organ of the *Pleuronectidae* must then, in *Ameiurus*, have either entirely aborted, or never have been differentiated as an independent organ. In *Conger*, where the postorbital process also lies at a considerable distance posterior to the orbit [9, p. 15], and has relations to the frontal similar to those in *Ameiurus* and the *Pleuronectidae*, there is an anterior otic organ that apparently corresponds exactly to the frontal organ of the *Pleuronectidae*, but it is enclosed in an anterior tubular prolongation of the squamosal, instead of in the frontal.

The right supraorbital canal of *Hippoglossus* begins, as *Traquair* has stated, in the nasal (turbinal, *Traquair*) bone of its side. It then

traverses the nasal, giving off, usually near the hind end of the bone, the trunk of a dendritic system, this trunk and also the anterior terminal trunk both branching repeatedly. Posterior to the second trunk there is a sense organ in the nasal, and then another branching trunk is given off by the canal as it passes from the nasal into the frontal. The trunk that is given off as the canal traverses the nasal is thus simply one half of the anterior terminal primary tube of the canal, the trunk given off between the nasal and frontal being the second primary tube of the line. Having entered the frontal the canal traverses that bone until it arrives at the hind edge of the orbit, where it turns laterally, and almost immediately joins and anastomoses with the main infraorbital, as or slightly after that canal passes from the postfrontal into the frontal. As the canal here turns laterally it gives off, on its mesial aspect, a long primary tube, the 3rd. of the line. This third tube takes a curved course at first mesially and downward, and then almost directly upward, or even upward and laterally, and joins, in the sutural line between the two frontals, a corresponding tube from the other side. Close to and slightly posterior to this 3rd. tube, another tube, the 4th. of the line, is sent upward and backward to the outer surface of the frontal; and shortly beyond this latter tube the canal anastomoses with the main infraorbital, no tube arising from the canal at the point of anastomosis. Between the 3rd. and 4th. tubes there is a sense organ in the canal, another organ being found slightly anterior to the 3rd. tube. And these two organs and the one organ in the nasal are the only organs that could be found in the canal. As no organ is found between the fourth tube and the point where the canal anastomoses with the main infraorbital, it is evident that this fourth supraorbital tube, and that tube that arises from the main infraorbital in the dorsal portion of the postfrontal bone, together represent the double tube primarily formed where the two canals anastomose. These two tubes are, therefore, each half tubes.

The left supraorbital canal begins, as the right one does, at the anterior end of the nasal bone of its side; but after traversing that bone, it perforates, as Traquair states, the ethmoid (nasal, Traquair) before entering the anterior end of the frontal of its side. A primary

tube, the 2nd. of the line, is given off as the canal passes from the nasal into the ethmoid, or in the hind end of the nasal, but there is no tube between the ethmoid and the frontal. In the nasal there is one sense organ, and as there is no organ in the ethmoid it is evident that the canal is secondarily enclosed in this latter bone, and that the bone is a purely primary ethmoid. Having entered the frontal, the canal runs backward in a curved course until it reaches the base of what Traquair calls the external anterior angle of the bone, where it lies at a deep level, near the internal, ventral surface of the bone. There it first turns, in a rounded angle, upward and mesially, that is upward, toward the right and even slightly forward, and then soon turns laterally (to the left) at an acute angle. At the acute angle it gives off primary tube No. 3, this tube running mesially (to the right) in the frontal, to join its fellow of the opposite side in the sutural line between the two frontals. Posterior to this third tube the canal runs laterally and forward and soon bifurcates, one long branch running forward and laterally to the lateral edge of the anterior portion of the frontal, and the other laterally and backward to join the main infraorbital canal. The long antero-lateral branch is, like the fourth tube on the right side of the head, one half of the double tube formed where the supraorbital and infraorbital canals anastomose, the other half of this double tube arising from the main infraorbital between the frontal and postfrontal bones. Two sense organs are found in the frontal part of the canal, one lying anterior to the point of origin of tube No. 3, and the other opposite or slightly posterior to that point, exactly as on the right side.

In *Pleuronectes*, on the right side, Cole and Johnstone find four supraorbital organs in the frontal, where I find but two in *Hippoglossus*; and yet there are apparently the same number of primary tubes in the two fishes. Whether this means that I have wholly failed to find one or more sense organs here, or that the three posterior of the four organs shown by Cole and Johnstone are simply slightly differentiated parts of a single large sense organ, I can not positively decide. The curious innervation shown in *Pleuronectes*, however, suggests that there is here but a single organ, instead of



three; and on the eyeless side of the fish but one organ is here described. On this eyeless side there is, moreover, no organ corresponding to organ No. 2 of the ocular side, and the canal itself is said to end blindly "a short distance anterior to the commissure", the so-called commissure corresponding to my tube No. 3. The nasal sense organ of this eyeless side of *Pleuronectes* is said by Cole and Johnstone to have been innervated, in the one specimen they examined, by a branch of the inner buccal nerve of the right side, which, is a very curious variation or anomaly.

### Acanthopterygii.

Of these fishes I have sketches of the canals in the following species, all made in past years, and none of them, excepting those of *Perca*, subjected to proper control:

*Perca fluviatilis*,

*Micropterus dolomieu*, J. and E. (*Centrarchus dolomieu*, Günther),

*Pomatomus saltatrix*, J. and E.

*Archosargus probatocephalus*, J. and E. (*Sargus oris*, Günther),

*Cottus octodecimspinosus*, Günther.

*Cottus aeneus*, Günther.

To these can be added five other species, published descriptions of which already exist; namely:

*Cottus gobio*, described by Bodenstein [15],

*Lophius piscatorius* „ Guitel [41],

*Batrachus tau* „ Clapp [21],

*Menidia* „ Herrick [46],

*Scomber scomber* „ myself [11].

In *Scomber*, the supraorbital canal anastomoses with the main infraorbital by its penultimate primary tube, as in *Amia*; while in *Menidia* it anastomoses by its terminal tube, as in *Lepidosteus*. In both fishes the anastomosis takes place between the squamosal and the dorsal bone of the postorbital series, and this latter bone, in both fishes, is certainly the homologue of the dermal postfrontal of *Amia*. Herrick says of this bone, in *Menidia*, that it is "rather massive, much more so than any of the other bones of the orbital ring", and his

descriptions show that that section of the main infraorbital canal that is enclosed in this bone and the squamosal, presents, in the adult *Menidia*, the condition to which I have called attention in embryos of *Amia*; that is, the dorsal postorbital, or postfrontal section of the canal is continuous with the squamosal canal, but immediately anterior to this postfrontal canal the postorbital portion of the sensory line is not enclosed in a canal.

In *Scomber* there are two ante-preopercular squamosal organs, both innervated by the ramus oticus, while in *Menidia* there is but one of these organs; *Scomber* thus agreeing in this with *Amia* and *Lepidosteus*, while *Menidia* agrees with *Polypterus*. In both *Scomber* and *Menidia*, the anterior postfacial organ lies in the hind end of the squamosal, posterior to the dorsal end of the preopercular canal, as it does in all three of the bony ganoids above mentioned; and in both fishes there is a supratemporal canal enclosed in an extrascapular bone.

In *Scomber* there are anterior, middle and posterior head lines of pit organs; and similar lines are probably found in *Menidia* also, for Herrick says (p. 43) that there are, in this fish, rows of naked organs "which appear to correspond with the pit lines of *Amia*". Attention may here be called to an error in the lettering in one of the figures in my work on *Scomber*. In fig. 1 of that work the index letters, *ml.* and *pl.*, which should refer to the middle and posterior head lines respectively, have been interchanged in position.

In *Perca*, *Micropterus*, *Pomatomus*, *Archosargus* and *Cottus* (figs. 31—35) the arrangement of the latero-sensory canals is probably strictly homologous to one or the other of the two slightly different types represented in *Scomber* and *Menidia*, as is readily seen in the accompanying figures. The supraorbital canal, in all of them, anastomoses with the main infraorbital, the anastomosis taking place either by the terminal or penultimate primary tube of the supraorbital canal, which one of the two is not always evident in my sketches. In all of them, the dorsal bone of the postorbital series is certainly a dermal postfrontal; and the bone thus identified, in *Perca*, by its relations to the latero-sensory canals, and not the sphenotic (postorbital ossification), is the one to which Cuvier seems to have first given, con-

trary to Parker's statement [57, p. 96], the name "frontal postérieur" [32, vol. VIII, pl. 1). In all of these fishes, also, it seems probable that the post-preopercular end of the squamosal lodges a postfacial sense organ. A supratemporal canal is present, in all, and it is enclosed, in all excepting *Cottus*, in an extrascapular that is represented by either one or several ossicles.

In each of the three species of *Cottus* mentioned, the supratemporal canal traverses a part of the parietal. In both *Cottus aeneus* and *C. octodecimspinosus*, there is one extrascapular ossicle that lodges a section of the main infraorbital canal, and a second ossicle which encloses the lateral portion of the supratemporal canal. Mesial to this latter ossicle, the supratemporal canal is enclosed for a short distance in the superficial layers of the parietal, beyond which bone it lies, as a simple dermal canal, on the dorsal surface first of the parietal and then of the supraoccipital, until it joins, in the middle line, its fellow of the opposite side. This median, dermal portion of the commissure lies along the hind edge of the dorsal surface of the skull, in a depressed portion formed by the gouging out, as it were, of the dorso-posterior edge of the skull between the two parietal processes. The two extrascapular ossicles on each side of *Cottus aeneus*, which fish I have recently had examined here, each lodge a sense organ, one of which belongs to the main infraorbital line and the other to the supratemporal line. Two other organs are found in the remaining portion of the supratemporal canal but their exact positions could not be definitely determined in the material I had at my disposal. One organ lies quite certainly in that section of canal that is enclosed in the parietal, and the other apparently immediately beyond that enclosed section, on the dorsal surface of the parietal. One extrascapular ossicle, on each side, has thus here quite certainly fused irreducibly with the parietal, to form part of the parietal process, and a second one has perhaps fused with that part of the parietal that lies mesial to the process; but this second ossicle would, in that case, be a concave scale-like or semi-cylindrical ossicle, and not a tubular one. In the accompanying figure, fig. 35, the canals are shown in *Cottus octodecimspinosus*, but the sutures separating the cranial bones are not shown, as they were not given distinctly in my sketches.

In *Batrachus* *tau* and *Lophius piscatorius* arrangements of the latero-sensory system are found that are markedly different from any of those so far described.

In *Batrachus* those infraorbital organs that correspond to the otic and third buccal groups of organs of *Amia*, are, as I have already pointed out in an earlier work [2, p. 173], represented by the otic and suborbital pit organs of Clapp's descriptions; while the first and second groups of buccal organs of *Amia*, are represented, in *Batrachus*, by the maxillary and antorbital lines of organs. The middle portion of the maxillary line is alone, of all these organs, enclosed in a canal. There accordingly is, in all probability, no dermal postfrontal and no otic latero-sensory component of the squamosal in this fish. The post-preopercular, or glossopharyngeal latero-sensory component of the squamosal of *Amia*, is apparently represented in *Batrachus* by the "tough fibrous or semi-cartilaginous covering", which is said [21, p. 230] to enclose the short so-called temporal section of the main infraorbital canal, and which lies on the outer surface of the muscles, wholly separated from the underlying squamosal. Two "free organs" on the top of the head are said to probably represent the supratemporal canal of *Amia*, a third free organ to probably represent the middle head line of pit organs, and still another to represent the anterior head line. The main infraorbital line of *Batrachus* is said to be "continued on to the body as the dorsal line of free organs", but these free organs must not be confounded with the dorsal body line of my descriptions of *Amia*, that line being said to be represented in *Batrachus* by a still more dorsal line of four free organs. The line of free organs that forms the posterior continuation of the main infraorbital line is said to be innervated by the *ramus recurrens facialis*, and not by the *nervus lineae lateralis vagi*, the latter nerve taking no part in the innervation of the organs of the three lines on the side of the body excepting to "send branches to some of the scattered organs of the middle line". The composition of the *ramus recurrens* is not at all clear in the descriptions, and Clapp, herself, does not venture to definitely homologise it, saying, however [p. 236], that: "It seems



probable that this nerve is identical with the *R. dorsalis recurrens trigemini* (Stannius), which is said to innervate a line of end buds at the base of the dorsal fin in Siluroids, but the dorsal body line of organs in *Batrachus* would hardly seem homologous with this line of end buds". That the organs innervated by this nerve, whether they be innervated by communis or by latero-sensory fibres, can be the homologues of the organs of the lateral line of *Amia*, seems to me, from the course alone of the nerve, most improbable; and I should look for the latter organs in those organs of the middle side line that are innervated by the *nervus lineae lateralis*.

In *Lophius*, the latero-sensory organs are said to all lie in grooves or pits, none of them being enclosed in canals. Guitel's description of this fish I have not been able to procure, and have had to content myself with Herrick's [46, p. 38] quite extensive references to it. According to this latter author the buccal part of the main infra-orbital line is represented by a line of organs that corresponds to the anterior commissure and the maxillary line together of Clapp's descriptions of *Batrachus*, and to those two lines only. That part of the infraorbital line that would correspond to the third group of buccal organs of *Amia* is said to have wholly disappeared, and the otic group of organs is said to probably be represented in certain of the posterior organs of Guitel's supraorbital line "*oc*". This latter suggestion seems to me a most improbable one, and, moreover, the caudal part of the same line, "*oc*", is said by Herrick to probably represent the anterior head line of pit organs of other fishes. The otic organs, if here represented, would then be intercalated between the posterior, and certain more anterior organs of a continuous supraorbital line. It is much more probable that, if the third group of buccal organs has wholly disappeared, the otic organs have disappeared with them; but I do not consider it in any way improbable that these two groups of organs may be represented either in a part of the so-called maxillary line, or by surface organs, similar to those in *Batrachus*, which may have been overlooked by Guitel.

A line of organs that would represent, in my nomenclature, a part of the horizontal part of the main infraorbital line, begins

immediately behind the eye by a short section, "*lp*", said to be innervated by the supratemporal branch of the nervus lineae lateralis vagi. This section of the main infraorbital line seems certainly to correspond to the so-called temporal canal of *Batrachus*, that is to the glossopharyngeal section of the canal in *Amia*. From its hind end a dorsal head line runs forward and mesially, and is directly continuous with the supraorbital line at its hind end. A second dorsal head line arises from the middle part of the temporal line, and running almost directly mesially joins the posterior head line at its antero-mesial end, where it also becomes directly continuous with the supra-orbital canal. Herrick homologizes the posterior one of these two lines with the supratemporal commissure and posterior pit-line together, of *Amia*, and the anterior line with the middle head line of *Amia*; conclusions with which I fully agree.

The supraorbital line begins anteriorly at a point on the anterior commissure of the infraorbital line, and from there runs backward, in a wavy line, directly into the antero-mesial end of the supra-temporal line. That the homologues of the otic organs of other fishes can be included in this line, as suggested by Herrick, seems to me, as already stated, quite impossible.

The preoperculo-mandibular line begins at the middle point of the temporal line, directly opposite the lateral end of the middle dorsal head line. It runs at first almost directly downward, crosses the hind end of the maxillary part of the infraorbital line, and at an equal distance below that line turns rather sharply forward and extends onto the mandible. A cross line connects the hind end of its mandibular portion with the maxillary line, this cross line evidently corresponding to one or both of the two lines described by me, in *Amia*, as the mandibular line and vertical cheek line of pit organs. Two other lines, "*dk*" and "*eh*", extend backward from the vertical portion of the preoperculo-mandibular line, one of which, probably the dorsal one "*dk*", may be, as Herrick suggests, the homologue of the hyomandibular canal of Selachians. This line would then also be the homologue of the horizontal cheek line of my descriptions of *Amia*, notwithstanding that it lies posterior to the preopercular canal.

The other line, "*eh*", would seem to find its homologue in the line of surface organs that I have described on the operculum of Conger.

The latero-sensory lines of *Lophius*, while they can thus be quite probably correctly homologized with the lines in other fishes, differ greatly in their general arrangement from those in all the other living fishes that I can find descriptions of, excepting only *Chaunax pictus*. In this deep-sea and closely-related fish, the sensory lines, as shown by Günther [43, pl. X], agree, in a general way, with those of *Lophius*. The groove of the lateral line of the body is continued forward directly into the supraorbital groove of the head, the connection apparently taking place at the anterior end of a section of the groove that would correspond either to the temporal section of the line in *Batrachus*, or to an otic section. Posterior to this point, there is apparently a cross-commissural line of surface organs that would represent the supratemporal line. The infraorbital and preoperculo-mandibular lines would seem to correspond with those in *Lophius*, but the dorsal end of the preopercular line does not quite meet the temporal line, and there are no posterior extensions of the mandibular and suborbital lines. This arrangement of the latero-sensory lines, and hence also that in *Lophius*, will be later shown to represent the closest known approach to the arrangement shown in certain of the early fossil fishes.

#### Elasmobranchii.

The only works that I can find that give either the position, or the innervation, of the organs in the latero-sensory canals of elasmobranchs, are Ewart's [36] descriptions of *Laemargus*, Ewart and Mitchell's [37] descriptions of *Raia*, Cole's [25] descriptions of *Chimaera*, Coggi's [22—24] descriptions of *Torpedo*, and my own [8] descriptions of *Mustelus*. All that is important, in these several works, in connection with the present discussion, can be shortly resumed as follows:

In *Mustelus*, the supraorbital canal anastomoses, by its terminal tube, with the anterior end of the otic section of the main infraorbital canal, and the supraorbital sensory line is not continued posteriorly, beyond this point, by a line of pit organs. The entire supra-

orbital line, and not merely an anterior, canal part of it, thus here anastomoses by its hind end with the main infraorbital. Immediately anterior to this point of anastomosis there is, in the infraorbital canal, a group of organs that are separated, by their innervation, from the still more anterior organs of the line; and this group of organs in this fish probably corresponds to the single postfrontal organ of *Amia*. The otic section of the main infraorbital canal extends from the point of anastomosis of that canal with the supraorbital canal, backward to the supratemporal canal, there thus being, anterior to the supratemporal canal, no section of the main infraorbital canal that is innervated by a postfacial nerve. The supratemporal canal thus has, in this, relations to the main infraorbital canal that correspond more to the middle head line of pit organs of ganoids and teleosts than to the supratemporal canal. The sense organs of the canal are innervated, as those of the supratemporal canal are in ganoids and teleosts, by the first, or supratemporal branch of the *nervus lineae lateralis vagi*; but this nerve, it should be noted, may, as in *Scomber*, contain fibers that, in *Amia*, issue with the *glossopharyngeus*. A short section of the lateral line canal, lying immediately posterior to the supratemporal commissure, is perhaps innervated by a branch of the *glossopharyngeus*. This I could not definitely determine. There is, in a diverticulum of the spiracular cleft, a modified epithelium, innervated by a branch of the *ramus oticus*, that epithelium doubtless representing the spiracular latero-sensory organ of *Amia* and of *Lepidosteus*. The so-called median canal, in Garman's terminology, is longitudinal in position and lodges two parallel rows of sense organs. There are thus here two parallel canals that have touched and coalesced for a certain distance. In *Acanthias* and *Pristiophorus* these two canals here lie close together and parallel to each other, but they do not touch in any part.

*Raia batis* differs from *Mustelus* in that the entire section of infraorbital canal that is innervated, in *Mustelus*, by the *ramus oticus facialis* is said to be innervated, in *Raia*, by an anterior branch of the supratemporal branch of the *nervus lineae lateralis vagi*; this being, if correct, a wide departure from what is known in other fishes,



excepting, perhaps, in *Lophius*. *Raia batis* and *Raia laevis* also both differ from *Mustelus* in that the so-called median canal is transverse instead of longitudinal in position, while in *Raia ocellata* the similarly named canal is longitudinal in position. These two canals, one longitudinal, and the other transverse in position, are certainly not morphological equivalents, but what value is to be attached to this difference in position I can not determine. About one half of the Batoidae described by Garman here agree with *Raia laevis*, the other half agreeing with *Raia ocellata*. In two of the Selachii also, *Alopias* and *Prionodon*, the median canal is said by Garman to be transverse; being longitudinal in all the other species described.

In *Torpedo* that part of the main infraorbital canal that corresponds to the otic section of *Mustelus*, belongs in part to the canal of the ramus oticus and in part to the canal of the nervus lineae lateralis vagi; but whether this latter part of the canal contains any sense organs, innervated, naturally, by the nervus lineae lateralis vagi, or not, is not stated by Coggi.

In *Laemargus*, the supraorbital canal anastomoses with (Ewart) or approaches closely (Garman) the dorsal end of the postorbital portion of the main infraorbital canal. There is then a short break in the latter canal, and then a short section of canal that lies anterior to the supratemporal canal, and that is innervated, one half by the ramus oticus, and one half by the supratemporal branch of the nervus lineae lateralis vagi. The median canal is longitudinal in position, as in *Mustelus*.

In *Chimaera*, the latero-sensory organs all lie in open grooves instead of in closed canals. The supraorbital groove anastomoses, by its hind end, with the supratemporal groove, and not with the main infraorbital one. No portion of the latter line, anterior to the supratemporal groove, is innervated by a postfacial nerve, *Chimaera* agreeing in this with *Mustelus*. The suborbital part of the main infraorbital line is separated into two somewhat parallel lines; one of which is innervated by the so-called inner buccal nerve of Cole's descriptions, and the other by the outer buccal nerve; the two lines probably corresponding respectively, as I have already stated in a

previous work [2, p. 172], the one to the third, and the other to the second and first groups together of infraorbital organs in *Amia* and *Scomber*. These two lines in *Chimaera* also probably correspond to the two suborbital lines in *Batrachus*; and the ventral one alone, if Herrick's conclusion, already referred to, is correct, would then correspond to the single line of *Lophius*, and hence probably to the single line in *Chaunax* also. Two organs of the supraorbital canal are said by Cole to be innervated by a branch that arises from the ramus ophthalmicus profundus, but Burne [20] says that that branch of the latter nerve that apparently supplies these organs receives anastomosing branches from the ramus ophthalmicus facialis; the fibres of these latter branches thus undoubtedly supplying the two sense organs.

That part of the supraorbital canal of Cole's descriptions that is called the subrostral by Garman [39], corresponds markedly in position to the nasal, median and prenasal canals together of Garman's descriptions of selachians, but those canals of selachians belong to the infraorbital and not to the supraorbital line. This correspondence of these lines is strikingly evident in a comparison of Garman's frontal views of *Chimaera* and *Isurus*, but the innervation in *Chimaera*, as given by Cole, and that in selachians as given by Ewart and myself, shows that there is here only an imitative, though noteworthy resemblance. The so-called nasal canal of *Chimaera*, it is to be noted, has not at all the position of the nasal canal of selachians, the latter canal lying oral to the nasal apertures, while in *Chimaera* it lies postoral to them. The canals and apertures are thus not homologously related to each other, but that the canals are, for this reason, not homologous, I am not prepared to say. According to R. G. Harrison [45] the "anlagen" of the latero-sensory lines, as they develop from some central position, follow predetermined lines of least resistance. If then the nasal apertures should for some reason change their topographical position, the nasal canals might not be at all affected. This same principle might, furthermore, explain the peculiar course of the supraorbital groove of *Chimera*. Assume that for some reason the suborbital line has been separated into two somewhat parallel portions, as is actually the case, and that the

dorsal one of the two has pushed forward beyond its own territory, and occupied the line of least resistance usually reserved, in elasmobranchs, for the subrostral section of the supraorbital line. Then, when the growing end of the supraorbital line arrived at the point where its own rostral section would normally terminate, in Selachians, it would find the line of its subrostral section already occupied, and would be quite naturally switched off onto the unoccupied prenasal but infra-orbital line of least resistance, and would follow that line and then that of the median and selachian nasal lines until it met that end of the suborbital canal with which it normally fuses, in selachians, that end here being the anterior end of the misnamed angular, and would there end. This being so, the nasal canal of Chimaera, while corresponding morphologically to the nasal, median and prenasal sections together of plagiostomes, would not occupy an homologous line of least resistance, and hence would not be the exact homologue of those canals. It would however probably be the exact homologue of the ethmoidal canal of the bony ganoids, and perhaps also of the transverse median canal of those plagiostomes in which that canal is found.

In none of the several elasmobranchs above referred to, with the single exception of *Mustelus*, and also in none of the many described and figured by Garman, is there any mention of pit lines on the dorsal surface of the head. In *Mustelus* two pit organs on each side of the top of the head, slightly anterior to the corresponding endolymphatic pore, were considered by me [8, p. 117] as possibly homologous with one of the head lines of *Amia*, probably with the middle head line. The anterior head line was assumed to be included in the posterior part of the supraorbital canal, but there is no direct proof that it is so included. This anterior head line would seem certainly to be included in the posterior portion of the supraorbital groove of *Chimaera*, and also in that of *Callorhynchus*, in both of which fishes it anastomoses with the supratemporal commissure, and not with the main infra-orbital line. The *Holocephalae* would seem in this, as also in the apparent possession of an ethmoidal cross-commissure, to approach the teleostean arrangement rather than the plagiostomian; to represent, in fact, to a certain degree, a type intermediate between the other two.

In Chimaera, as just above stated, the sensory lines all lie in open dermal grooves, an enclosed canal nowhere being found; and the walls of these grooves are said to be supported, opposite the enclosed sense organs, by a series of narrow half rings which are not of true bone, but of a bony material that is called by Solger "osteoides Gewebe". In the generically related Callorynchus, the sensory lines are said by Solger [67, p. 96] to also lie in open grooves, but Garman, in a more recent work [39, p. 75], says that this fish differs from Chimaera "in possessing canals that are tubes instead of furrows". In the fossil Chimaeroid Ischyodus, also, the sensory lines would seem to have been enclosed in canals, judging from Zittel's figures [83, p. 111] of this fish and his reference to the supporting "rings of the slime-canals".

In the Batoidei the sensory lines are, according to Garman [39], always enclosed in tubes. In the Selachioidei they are, according to the same author, generally so enclosed, being found as dermal grooves only "on species of Heptabranhias and on Chlamydoselachus". Solger [67] however says that they are also found as grooves in the tail region of Echinorhinus spinosus, and Woodward [81] says that they existed as grooves in the fossil Liassic selachian, Squaloraja. The grooves of this latter fish are also said by Woodward to have been supported by incomplete rings exactly similar to those of Chimaera. In living selachians, it is to be noted, the walls of the lateral canals are said to be simply of tough connective or fibro-cartilaginous tissue, without bony support of any kind.

The canals of plagiostomes are, I believe, always considered to be strictly homologous with the canals of teleosts, and Balfour [13, vol. 2, p. 445] considered the closed canals of both these groups of fishes as secondary, as compared with the open grooves of Chimaera. But are the canals in these two great divisions of fishes homologous?

In plagiostomes the lateral canal develops, according to Balfour [13, p. 444], "by the formation of a cavity between the mucous and epidermic layers of the epiblast, and the subsequent enclosure of this cavity by the modified cells of the mucous layer of the epiblast which constitute the lateral line". According to Solger [68, p. 464] the



canal is formed by a dehiscence or deliquescence that takes place in the central portion of a previously solid rod formed by the thickening of the under layer (der unteren Lage) of the epidermis. According to both authors the space that represents the canal first appears toward the hind end of the trunk, and from there extends forward. The primary tubes that lead, in the adult, from the canal to the external surface are said to develop as solid and even branching rods, which later open on the outer surface from within outwards, by a process of deliquescence and perforation combined. According to this theory of development it is evident that the epithelium that is said to line the selachian canal must be a differentiation of the cells of the mucous layer of the epiblast, the original epithelial layer of the embryo being excluded from the canal by the very manner of its development. According to Solger the sense organs in the canals do not become evident until after the formation of the primary tubes, and they first appear as a differentiation of the wall of the canal opposite the point of origin of those tubes. Ewart [36], also, shows the organs approximately opposite the inner openings of the tubules, and he says that in *Laemargus* and *Raia* (p. 69) the nerves that innervate the organs, "as a rule", there enter the canals. I, however, found, in embryos of *Mustelus*, the nerves that innervate the organs entering the canals between the points of origin of the tubules, which would seem to indicate that the organs, in this fish, also had that position, instead of lying opposite the tubules.

Coggi says [23, p. 326] that Balfour, and hence Solger also, are wrong in saying that it is the mucous layer only of the ectoderm that takes part in the formation of the lateral canals of selachians. According to him [22 and 24], when the four main latero-sensory canals are first evident in *Torpedo*, the entire ectoderm is still composed of a single layer of cells. The latero-sensory lines, at this stage, are represented simply by lines or cords of tall cylindrical cells, which extend through the entire ectoderm. Portions of these cords then become differentiated as sensory organs, and the portions between these organs become covered by the pushing over them of the superficial layer of the surrounding ectoderm, which ectoderm has now become composed

of two or more layers. At this stage the sense organs appear as little pits in the bottom of a continuous groove, much, it would seem, like the middle head line of pit organs in the adult *Esox*. In slightly older stages, according to Coggi, the sense organs themselves also become covered by the overgrowing of the superficial layer or layers of the ectoderm, and from that moment the development of the canals takes place much as Balfour has described it, excepting that the canals are said to first form on the head instead of in the tail region.

In *Amia* the latero-sensory canals are developed in a manner quite different from that just above set forth for plagiostomes. In this fish<sup>7</sup> the canals are formed by the involution of a strip of epiblast that would seem to compare with the region that takes part in the formation of the canals in plagiostomes much as a valley corresponds to a river bed that traverses it. The canals are, in this fish, first enclosed on the anterior part of the head, as Coggi says they are in *Torpedo*, instead of near the tail, as Balfour and Solger both affirm for plagiostomes in general. The canals are, in *Amia*, uninterruptedly in communication with the exterior by the surface openings of their primary tubes; and the sense organs are large and relatively few in number, while in the plagiostomes they are small and numerous, whole groups of organs in these latter fishes apparently corresponding to single organs in *Amia*. The organs of *Amia*, although apparently developed from and in the deeper layers only of the epiblast, always break through to the outer surface before they become enclosed in the canals, and they lie between the points of exit of two adjoining primary tubes, instead of opposite those tubes.

The early stages of the development of the latero-sensory system, that is the development first of the sensory lines and then of the individual sense organs, I did not trace in *Amia*, but it would seem as if it must be similar to that described by Wilson [79] in *Serranus*. In this fish an involuted groove of sensory tissue is said to first develop in the deeper layers only of the epiblast, this stage much resembling the condition described by Balfour in plagiostomes. But this groove, in *Serranus*, never becomes a canal. It flattens out as it were, in certain places, and sense organs there arise. Between these organs

the sensory tissue condenses into a solid connecting strand, and this strand and the connected organs would seem to be the homologue of the entire canal of plagiostomes. The strand and organs then unquestionably become involved in a larger involution similar to that described by me in *Amia*, destined to give rise to the lateral canals of the adult, but Wilson does not describe this involution.

The canals of teleosts and plagiostomes are thus certainly not homologous structures, and neither could be developed directly from the other. Both must accordingly be derived from some earlier condition, which would seem, from Coggi's researches, to be represented in the pit lines of *Amia* and teleosts. In *Chimaera* there apparently is, as already stated, a somewhat intermediate condition; for, on the trunk of this fish, the small sensory grooves apparently belong to the plagiostomian type, while on the head the much larger grooves are apparently in process of enclosure in the teleostean manner. The two types of canal each apparently develop in relation to strictly homologous sensory lines, but the points of origin of the primary tubes being so different in the two types — in one arising opposite the sense organs and in the other between the organs — the points of anastomosis of the canals may not be strictly homologous. The development of the canals in the plagiostomes is much too little known to permit any opinion on this and also on many other questions of importance in this connection.

#### Ganoidei Chondrostei.

*Acipenser sturio*. Van Wijhe [78], in 1882, briefly described the canals in this fish. He says that the main infraorbital canal traverses in succession the suprascapular, lateral supratemporal (exoccipitale externum, Gegenbaur: epiotic Huxley), and squamosal bones, and then, in the middle of this latter bone, turns downward and traverses in succession the dermal postfrontal and infraorbital bones. In the squamosal, the canal is said to anastomose with the supraorbital canal, which latter canal traverses the frontal and then the nasal. A supratemporal cross-commissure is said to traverse the three supratemporal bones of the fish, two of which bones are the lateral supratemporals

above referred to, one on each side of the head, and the third a median supratemporal or supraoccipital.

In 1894 Collinge [29] redescribed the canals in *Acipenser*, his intention evidently being to give a complete and detailed description of the latero-sensory system of the fish. But even this second description of this fish is incomplete in many important particulars, and as it seemed to me also inaccurate in certain other particulars, I have had two heads of *Acipenser* carefully dissected in my laboratory here. In the first dissection the canals were successfully traced, and drawings made of them, but the nerves innervating the canals were missed. These were found in the second dissection, and have been incorporated in the drawings of the first one. The figures of this fish (figs. 36—39) are thus, to this extent, compilations.

The latero-sensory canals of *Acipenser* are relatively small, and they apparently belong to the plagiostomian rather than to the teleostean type. Numerous tubes, many of them branching repeatedly, in large specimens, lead to the outer surface and there open by very small pores. These pores are not easily distinguished, in surface examinations, and while the accompanying figures show the larger part of them, certain of them are certainly lacking. The dendritic systems shown in the figures are also certainly incomplete; for although the canals were injected, the injection fluid certainly did not enter all of the branches of the dendritic systems, and, furthermore, as the bones had to be filed considerably to properly disclose the canals and branches, many of the latter were filed off and so all record of them lost. This, while it should be noted, is not important for the purposes of this investigation.

The main infraorbital canal apparently begins in the mid-dorsal line of the anterior end of the snout, there being in communication with its fellow of the opposite side of the head. The canal here lies in dermal tissue only, but, running laterally, it soon enters and then turns downward in a triangular or three-armed bone (fig. 36) that lies on and embraces the dorsal corner of the lateral edge of the cartilaginous rostrum. Two nerves entered this bone, in both of my two specimens, and a third nerve entered the dermal part of the canal slightly beyond



the mesial edge of the bone. As the canal traverses the bone it sends a short stout branch backward and laterally along the dorsal corner of the lateral edge of the rostrum, this branch having the same caliber as the main canal, and traversing one or two little ossicles after it has left the three-armed bone. No sense organs could be recognised in this short branch, nor could any nerves be found that seemed to go to it. But I should nevertheless hesitate to consider it as a simple primary tube, partly because of its general appearance but mainly because it occupies so exactly the position not only of the anterior end of the infraorbital canal in *Scaphirhynchus*, but also of that of the corresponding end of the same canal in the figure that I gave, in an earlier work [8, p. 118], purporting to represent an assumed projection of the lateral canals of *Mustelus* on to the head of *Amia*. If it be the homologue of the canals in these two latter fishes, it must represent the anterior end of what, in my nomenclature, is the sub-orbital part of the main infraorbital canal; and the short commissural canal must be the homologue of the ethmoidal commissure of the bony ganoids. This commissure would, however, here arise from the sub-orbital canal distal to the most anterior sense organ of the canal, instead of between the first and second organs of the canal, as in *Amia* and *Lepidosteus*. The three-armed bone that here encloses the canal would then be an antorbital bone. But, however this may be, we certainly have, in *Acipenser*, an ethmoidal cross-commissural canal.

Having left this three-armed and probably antorbital bone, the main infraorbital canal of *Acipenser* runs downward across the lateral edge of the rostrum and then turns backward along its ventral surface, there lying close to the lateral edge of a broad flat ridge of dermal scutes that cover the intertrabecular ridge of Parker's descriptions [59]. Having reached a point slightly anterior to the mesial tentacle of its side, the canal turns directly laterally, passes beyond the lateral tentacle, and there turns backward and laterally, in a curved line, until it reaches a point near the lateral edge of the ventral surface of the head and directly lateral to the mouth. The canal here has just entered the triangular, lower postorbital bone of Parker's descriptions. Anterior to this bone the canal had traversed, on the right hand side

of the specimen figured, a series of sixteen ossicles, the anterior ones of which are tubular while the posterior ones are somewhat flattened, as shown in figure 39. In these latter ossicles, the canal lies in an open groove, instead of being, as in the more anterior ossicles, wholly enclosed. All of the ossicles are firmly and closely attached, by connective tissue, to the ventral surface of the cartilaginous rostrum, and a primary tube leaves the canal either between each two of the ossicles, or partly enclosed in one of them, an additional tubule leaving the canal near the middle of certain of the ossicles. So far as could be determined there was a sense organ in the canal opposite, or nearly opposite each tubule, the organ always lying in one of the ossicles, and not between them. Having entered the lower postorbital bone the canal soon turns upward, in it, here passing from the ventral surface of the head onto its lateral surface. It then runs directly upward behind the eye, through the lower and then through the upper postorbital bones, then turns backward and upward in the postfrontal bone of Huxley's and Gegenbaur's descriptions, and having traversed that bone enters the squamosal where it soon anastomoses with the hind end of the supraorbital canal. Beyond that point the canal continues backward through the squamosal and then through the lateral extrascapular of Van Wijhe's nomenclature, near the middle of which latter bone it gives off the supratemporal commissure. This lateral extrascapular bone was found, in both of my two specimens, in two pieces, which two pieces would seem to be the bones *B* and *I* of Huxley's descriptions, Huxley apparently considering his bone *I* as a suprascapular. Having traversed the lateral extrascapular the canal is said by Van Wijhe to enter and traverse a suprascapular, and beyond that bone to become the lateral canal of the body. On both sides of both my specimens, however, the canal here first traversed a small dermal bone that lies between the extrascapular and the so-called suprascapular. This little bone is quite probably the true suprascapular, the bone designated by that name by Van Wijhe being evidently a supraclavicular, as which it was considered by Gegenbaur [40].

The one sense organ of the ethmoidal commissure, on each side, and those in that part of the main infraorbital canal that lies anterior

to the postfrontal bone are all innervated by branches of the ramus buccalis, the innervation showing that there are probably as many organs as primary tubes. In the postfrontal bone there is a group of organs lying close together opposite the one primary tube that leaves the canal as it traverses the bone. They are all innervated by short branches of a single long nerve that has its origin from the ramus oticus, the short terminal branches of the nerve showing that the sensory structures it innervates are quite certainly simply parts of a primarily single sense organ. The remaining and larger portion of the ramus oticus goes to the squamosal and there innervated, in the smaller one of my two specimens, four organs on one side of the head and three on the other. These organs, as seen in figure 38, are grouped near the central portion of the squamosal, practically opposite the point of anastomosis of the main infraorbital canal with the supraorbital, one organ, on each side of the head, lying immediately anterior to the point of anastomosis, and the others opposite or posterior to that point, and quite regularly between each two adjoining tubules. Compared with selachians and teleosts, it would look as if the otic group of several organs in the former, was here, in *Acipenser*, in process of being condensed into the single otico-squamosal organ of certain teleosts. A branch of some postfacial nerve, it could not be determined which, anastomoses with the terminal portion of the ramus oticus, and may contain latero-sensory fibres destined to innervate certain of the organs in the squamosal. Branches from it, and also from the oticus, go to the large squamosal patch of nerve sacs. In the lateral extrascapular there was one sense organ in the main canal, slightly anterior to the supratemporal canal, and it was innervated by a branch of a postfacial nerve, that nerve innervating also those organs of the supratemporal canal that lie in the lateral extrascapular, and also the extrascapular group of nerve sacs, and apparently also the organ or organs of the middle head canal, to be described below. The innervation of the main infraorbital posterior to this point was not traced.

The supratemporal canal, as already stated, leaves the main infraorbital as that canal traverses the lateral extrascapular. Running



mesially through that bone it then, in my large specimen, entered and traversed a second extrascapular bone, on each side of the head, these two bones not here having fused to form a single median bone, such as is shown by Parker, Huxley and Gegenbaur. No record was kept as to whether there were, here, in the smaller specimen, one or two bones. In this smaller specimen a group of two or more sense organs was found, on each side, in that part of the canal that lies in the lateral extrascapular, but no nerve could be traced, on either side, to the median extrascapular. This latter bone may accordingly not be a latero-sensory skeletal unit. The lateral extrascapular organs were innervated by branches of the nerve that innervates also the extrascapular organ of the main infraorbital canal.

The supraorbital canal begins at the antero-ventral edge of the nasal pit, and from there runs upward and backward in the roof of the pit, passing between the nasal apertures. In this part of its course it traversed, in the one specimen examined, three small tubular bones on one side of the head, and four on the other. Beyond the dorso-posterior edge of the nasal pit the canal continues backward in a curved, circumorbital course, traversing first the nasal bone of both Huxley's and Gegenbaur's descriptions and then the frontal bone. Beyond this latter bone it enters the squamosal and there soon anastomoses with the main infraorbital canal. The three or four little bones that lie in the roof of the nasal pit, probably each lodge at least one sense organ of the line, and these organs are probably all innervated by the ramus ophthalmicus facialis, but no branch of that nerve could be traced to the most anterior bone. These little bones thus certainly form part, if not all, of the true nasal of the fish, the so-called nasal of earlier descriptions, which also lodges one or more sense organs, innervated also by the ophthalmicus, perhaps also forming part of that bone; though it would seem to be a bone which, like the so-called ethmo-nasal of *Lepidosteus*, can be considered as a part of the frontal with as much or even more reason than as a part of the nasal. Collinge [29] says that the supraorbital canal of *Acipenser* continues forward beyond the nasal apertures, along the dorso-lateral



border of the rostrum, and near the anterior end of the rostrum anastomoses with the suborbital branch. This certainly is not true of either of my two specimens.

What is apparently the preopercular canal of the fish is represented by a short canal that traverses four flat bones that lie in a dorso-ventral line on the cheek and the ventral surface of the head, about one third of the distance backward between the postorbital and opercular bones. This canal has never heretofore been described, and, as just stated, is would seem to be the preopercular canal, but it is to be noted that its position corresponds more to that of the vertical cheek line of pit organ, in *Amia*, than to that of the preopercular canal. If it be the preopercular canal, and as such it seems best to consider it, the bones it traverses must represent the preoperculum of the fish. Its innervation could not be determined in either of the two dissections made.

Still one more canal is found on each side of the head of the fish, and although of somewhat smaller caliber than the canals above described, it would nevertheless seem certainly to be a latero-sensory canal. It is a short transverse canal that lies wholly in the parietal bone, and occupies only about two fifths of the width of that bone. Its innervation could not be positively determined, but it is apparently innervated by a delicate branch of the nerve that innervates the extrascapular sense organs. Its only possible homologue in *Amia* and teleosts is, accordingly, the middle head line of pit organs; this pit line of these latter fishes thus being, in *Acipenser*, enclosed in a canal, and its relations to the parietal well established.

In addition to the latero-sensory lines above described, there are, in *Acipenser*, as is well known, numerous patches or groups of what are called "nerve-sacs". The more evident of these groups are shown in the figures, but no attempt was made to represent, or even determine all of them. The groups on the ventral and lateral surfaces of the head are small, but on the dorsal surface of the head there are four large groups on each side, and, along the dorso-lateral border of the snout, one long series of groups; all of which form prominent lines that occupy marked depressions in the dermal bones. A certain part of most of these de-

pressions extends through the related dermal bone down to the underlying cartilage, and the nerve that supplies the group here reaches it.

One of the four groups on the dorsal surface of the head forms a considerable line that lies dorso-mesial to the eye, along the sutural line that separates the so-called frontal and nasal bones from the so-called prefrontal and postfrontal. Many of the surface pores of the supraorbital canal lie in the midst of the organs that form this line. A second and shorter line lies antero-mesially to the first line, along the sutural line that separates the so-called nasal from the next antero-mesial but unnamed scute. A third group or patch, rather than line, lies on the sutural line between the squamosal and parietal. It strongly recalls, in its position, the middle head line of pit organs of *Amia* and teleosts, and I was inclined to consider it as the homologue of that line before the short parietal canal had been found, first in *Scaphirhynchus*, and then, by filing down the bones, in *Acipenser*. A fourth patch lies on the lateral extrascapular, in the position shown in the figures. It somewhat recalls, in position, the posterior head line of pit organs of *Amia*.

*Scaphirhynchus platyrhynchus*. In this fish the canals agree so closely with those in *Acipenser*, and they are so fully shown in figures 40—45, that no detailed description of them is necessary. The number and position of the sense organs in the canals could not be determined in the one specimen I had. As seen in the figures there is no ethmoidal commissure in this fish, as there was in *Acipenser*, the anterior end of the main infraorbital canal being represented in what apparently is the homologue of the short branch canal given off in the antorbital bone of *Acipenser*. A group of small dermal plates, on the dorsal surface of the anterior end of the snout, each plate bearing a curved tooth directed backward, separated the anterior ends of the canals of opposite sides.

The preopercular canal, or vertical cheek line, whichever it be, traversed, in my one specimen, seven small dermal plates; and immediately anterior to the middle plate of this series there was another plate traversed by another short canal which was horizontal instead of vertical in position. This latter short canal recalls strongly the

horizontal cheek line of pit organs of *Amia*, and hence the hyomandibular canal of selachians.

The parietals of *Scaphirhynchus* are fused to form a single median bone, and this bone lodges four short canals, two on either side, as shown in the figure. These two canals, on either side, are evidently the homologue, together, of the single canal of *Acipenser*, and, as in the latter fish, they are of smaller calibre than the main canals.

Adjoining the nuchal plate, and adjoining also the succeeding four plates of the mid-dorsal series of the trunk, this being as far as this was traced, there is, on either side, a row of small plates each lodging a short transverse canal that opens at either end by a single pore. The organs that must be lodged, one in each one of these canals, apparently correspond to the organs of the dorsal body line of pit organs of *Amia*.

The nerve sacs are even more numerous in this fish than in *Acipenser*, and, as in the latter fish, there are four large and prominent patches of these organs on the dorsal surface of the head, and also a long line of them on the dorso-lateral border of the rostrum. That these groups of organs can not represent any of the pit lines of *Amia* and teleosts, notwithstanding the somewhat corresponding positions of certain of them, seems conclusively proved by the presence of the several canals of small caliber.

*Polyodon folium*. The canals in this fish I have already described, in an earlier work [10], as fully as the material in my possession permits. In general arrangement the canals differ from those in *Acipenser* only in that the canal that I have described, in the latter fish, as the preopercular canal, is a much longer one in *Polyodon*, and, in this latter fish, anastomoses by its dorsal end with the main infra-orbital. In *Polyodon*, as in *Acipenser*, there is an ethmoidal cross-commissure, and at the lateral end of the commissure there is, as in *Acipenser*, what I at the time called, "an anterior continuation of the canal on either side or the trunk of a dendritic system, whichever it may be". *Polyodon* thus apparently here agrees exactly with *Acipenser*.

Comparison with *Acipenser* and *Scaphirhynchus* shows that bone

I of my descriptions of *Polyodon*, either with or without certain of the immediately posterior latero-sensory ossicles, is quite certainly the squamosal, and not the postfrontal bone, this latter bone then being represented in my bone 2. Bone  $B^1$  would then probably be the parietal, as Bridge concluded, and  $B^2$  a part, but not all of the frontal, the remaining part of the latter bone being represented in bone 3 of my descriptions.

### Fossil fishes.

From the preceeding descriptions it is evident that the latero-sensory canals of fishes, when properly known and understood, give very important, and often positive evidence as to the homologies of the bones they traverse. This has led me to apply the test of these canals to the cranial bones of the early ganoids and dipnoids (following Zittel's classification [83, p. 56]), these fishes being, in the literature at my disposal, the only fossil fishes of which I can find serviceable descriptions. But the attempt to compare the canals and related bones of these fishes with those of living fishes is, in every instance, because of the want of definite details, a purely tentative process.

In *Dipterus*, according to Pander [55, p. 7], "Der grösste Teil der Schuppen des Schädels ist mit Poren besetzt, die wahrscheinlich die nach aussen sich öffnenden Kanäle des Seitenporensystems darstellen. Am stärksten ist dieses System an den Seitenplatten des Kopfes entwickelt, während die in der Mittellinie liegenden gewöhnlich glatt und eben sind". The large number of these pores certainly indicates a highly developed condition of the latero-sensory canals, and their distribution, as shown in Pander's figures, would seem to indicate that the canals from which they arise must have a general course not unlike that in *Ceratodus* [78]. And as the canals of *Ceratodus* would seem to be the homologues of those in *Acipenser*, the bones traversed by the canals, in *Dipterus*, would then bear some relation to those traversed by the corresponding canals in *Acipenser*. But as the bones of *Acipenser* are quite probably not yet properly homologised with those of teleosts, it is evidently useless to attempt to homologize those of *Dipterus*. All that



can be said is, that the main canal probably traverses a lateral extrascapular, two squamosals and a postfrontal; and the supratemporal canal a lateral and a mesial extrascapular on either side, and perhaps also the so-called medial occipital bone, for a few pores are shown in this latter bone. Bone No. 4 of Pander's descriptions is considered by that author as the frontal, but it can not alone represent that bone, for it is not traversed by the supraorbital canal. Certain of his bones 7 and 8 must accordingly be included in the frontal.

In the Pteraspidae, according to Woodward [80], a well developed system of lateral canals existed, there being, according to that author, in both Pteraspis and Holaspis, four so-called longitudinal canals and a number of connecting canals. One of the longitudinal canals, on each side, lies near the lateral edge of the median plate of the cephalic buckler, and the other near the mid-dorsal line of the same plate. Certain of the connecting canals connect the two mesial longitudinal canals with each other, the others connecting those canals with the marginal canals. All of these canals communicate with the outer surface by short diverticula, "alternately right and left" along the canal, each diverticulum opening onto the outer surface by a single pore, these pores thus forming, along each canal, a double series of openings on the external surface of the buckler. The canals have, in their general course, a certain resemblance to the canals in the Batoidei, but there are not sufficient data to warrant a comparison.

In *Acanthodes Bronni*, there are in all probability, according to Reis [62, p. 195], three longitudinal latero-sensory canals on the top of the head, one of them being median in position, and also a supratemporal and a suborbital canal. Each of these canals is said to lie in a bony half-canal on the inner and not on the outer surface of a line of modified scales. In the closely related *Traquaria* but one canal is shown by Fritsch [38] on either side of the head, and it is apparently the main infraorbital. It apparently lies on the outer and not on the inner surface of elongated semi-cylindrical scales. Nothing resembling this arrangement of canals is known in living fishes.

In *Chondrosteus acipenseroides* the supraclavicular is said by Traquair [74, p. 256] to have its "upper extremity obliquely perforated

by the side canal", and if this canal traverses this bone it would quite certainly also traverse the more anterior cranial bones, though nothing whatever is said as to this. What are apparently latero-sensory pores are shown, in Traquair's figure, in certain of the cranial bones, and those bones have dimensions and inter-relations that gives to the dorsal surface of the head quite strikingly the appearance of that of the holostean ganoids and but very little that of *Acipenser*. The bones, as identified by Traquair, are in strict accord with their probable relations to the sensory canals. Pores, it may be noted, are shown on the parietal, the middle head line of pit-organs, which overlies this bone in the holostean ganoids, thus apparently here being replaced by a canal, as in *Acipenser*.

In *Osteolepis*, which Zittel places in the *Crossopterygidae*, the "Seitenporensystem ist am Kopfe (according to Pander [56, p. 16]) . . . sehr entwickelt und die Mündungen der Röhren oder Kanäle äusserst regelmässig in bestimmten Reihen, die gewöhnlich dem äusseren Rande der einzelnen Knochen parallel laufen, gestellt". These pores, as shown in the figures of *Osteolepis macrolepidotus* and *Diplopterus borealis*, are all arranged in single lines, excepting those on the top of the anterior end of the snout, where they are arranged in two or more parallel rows. The general arrangement of the latero-sensory canals, as indicated by these lines of pores, recalls somewhat that of the latero-sensory grooves in *Chaunax*, the main horizontal line of the head, in both, forming, with the supraorbital line, a continuous line, and not being in postorbital communication either with the suborbital or with the preopercular lines. In the occipital region of *Osteolepis* there is a supratemporal canal which forms, with its fellow of the opposite side, a complete cross-commissure, this commissure traversing three bones, a lateral one on either side, and a single median one. These three bones are evidently extrascapular, and they correspond exactly to the lateral and median extrascapular bones of certain specimens of *Acipenser*, and not, as Pander concludes [56, p. 11], to certain post-extrascapular scales of *Polypterus*. Anterior to these extrascapular bones, the main lateral canal of *Osteolepis* traverses three bones which lie in a nearly straight line along the lateral margin of the dorsal surface of the head.

The posterior two of these three bones must be squamosal ossicles, representing perhaps the separated facial and postfacial components of that bone. The anterior bone would seem to be either a part of the frontal, corresponding perhaps to the small detached part of the frontal in *Alestes nurse*, or a postfrontal, this depending on how the inclosed organs were innervated. Pander considered these three bones as homologues of the spiracular, and the pre- and post-spiracular series of bones of *Polypterus*. But this is certainly an error. Anterior to the bone that I have above considered as being either a postfrontal or a part of the frontal, the sensory canal is continued, dorso-mesial to the orbit, in what must be a supraorbital canal; and the single bone said to be traversed by that canal may be a frontal alone, or a fused frontal and nasal. No postorbital canal is shown in any of the descriptions or figures, and this canal is therefore either wholly wanting in this fish, as Herrick concludes it to be in *Lophius*, or it was represented by surface organs, as in *Batrachus*, those organs naturally having left no trace of their existence. The suborbital canal is shown beginning anteriorly in the suborbital ossicles, and running backward through those ossicles and then directly backward across the preoperculum, where, in *Osteolepis macrolepidotus*, it turns downward along the hind margin of the latter bone. That part of the canal that has a horizontal course across the preoperculum would seem to be the homologue of the horizontal cheek line of pit organs of *Amia*, the vertical portion being the homologue of the preopercular canal. Near the hind end of the parietal, Pander shows and describes what he considers as an almost completely fused and obliterated sutural line; and he concludes that this line separates parietal and supratemporal (extrascapular) elements. But, as shown above, the position of the transverse supratemporal canal definitely identifies the three bones immediately posterior to the parietal as the extrascapulars. The imperfect sutural line that crosses the parietal may then simply be a groove indicating the position of the middle head line of pit organs.

In the *Palaeoniscidae*, according to Traquair [72, p. 31], a "system of slime canals was doubtless well developed in the head"; and this is doubtless true also of the *Platysomidae*, for Traquair says [73], of

both Eurysomus and Wardichthys, that the supraclavicular is perforated by the lateral line canal. This latter statement would also seem to indicate that the cranial latero-sensory canals were, in both these families of fishes, wholly enclosed in the cranial bones, and not there simply represented by open grooves; but Traquair's figures of Nematoptychius seem to show them as simple grooves. The supraorbital canal of this latter fish is shown beginning near the centre of the parietal and from there running forward across the frontal and then the prefrontal, at the anterior end of which latter bone the canal lies *lateral* to the nasal aperture. The canal does not apparently anastomose with a main infraorbital canal, this latter canal not being shown, and its position, lateral to the nasal aperture, is unknown in living fishes, in so far as my experience goes. The only possible suggestion of an homology here seems to be that the so-called prefrontal of this fish is an antorbital bone, similar to that bone of Lepidosteus, and that the canal it lodges is the upper anterior end of the suborbital part of the main infraorbital canal, and not the anterior end of the main supraorbital canal.

In Macropetalichthys the latero-sensory canals were probably also wholly enclosed in the bony elements of the cranial shield, for Cope [31, p. 450] says that the double sutural lines of Newberry's descriptions of this fish are "tubes"; an observation confirmed by Dean's statement [34, p. 115] that, in this fish, "The mucous system often appears as a series of open canals, as in the Arthrodira; in favourable specimens, however, each canal is shown to be covered by a delicate roof, perforated by two lines of minute openings". This double row of pores along each canal is a peculiarity also of the Pteraspidae, and of those fishes alone of all others that I find described. It is certainly not a chondrostean characteristic, and yet it is with the chondrosteans that Macropetalichthys is classed by Zittel.

In no other fossil ganoid or dipnoid can I find, in the literature at my disposal, any description of a latero-sensory canal enclosed in any of the cranial or shoulder bones; nor do I find any descriptions of pores, on the outer surface of the cranial bones, that could with any certainly be taken to be the surface openings of those canals. In



the Placodermi (Zittel), however, so-called lateral sensory *grooves* are frequently described. These grooves are found on the outer surface not only of the bones that form the cranial shield of the head, but also on that of the bones that form the body carapace. They are said to often be very conspicuous, and they must be relatively deep and narrow, for those on the head have often been mistaken for sutural lines separating certain of the bones of the cranial buckler. The grooves, in this, resemble the canals of the chondrostean rather than those of the holostean ganoids, as they do also in that the anastomoses of the different grooves always take place near the centres of the cranial bones, and not between them. The grooves might however have lodged unenclosed, and not enclosed sensory lines, the sensory grooves of these fishes then resembling the slight groove that underlies the middle head line of pit organs of *Esox*, and the sensory system representing the same, apparently primitive, condition that is found in the deep-sea fishes *Lophius* and *Chaunax*. And the assumption that the pit lines, as well as the canal lines, of the holostean ganoids, are represented in the grooves of the Placoderms, permits a comparison of the lines in the two groups of fishes.

In *Coccosteus* [77], *Dinichthys* [54, pl. 52] and *Titanichthys* [34, p. 117] three sensory grooves radiate, on each side, from the central part of the top of the head, exactly as the three dorsal head lines of pit organs radiate from the same region of the head of *Amia*. The arrangement in *Dinichthys* and *Titanichthys* is so strikingly similar to that in *Amia* that it would seem as if the grooves in the ones must be the homologues of the pit lines in the other. The point from which the grooves radiate in these fossil fishes should then be occupied by a parietal bone, as it is in *Amia*. Assuming this to be so, the frontal bone of Newberry's [54, p. 52] descriptions of *Dinichthys* would become a parietal, and his parietal would become the mesial one of two extrascapular bones found on each side of the head. On this mesial extrascapular bone, a groove, which must be the supratemporal groove, begins, and running laterally and backward joins the main canal on the so-called epiotic, which latter bone is thus a lateral extrascapular. Precisely the same arrangement is presented by both *Titanichthys* and

*Coccosteus* [76 and 77], excepting that in both these latter fishes the mesial one of the two independent extrascapulars of *Dinichthys* has fused either with the lateral extrascapular or with the parietal, both of which fusions are found in living fishes. Leaving the lateral extrascapular, the main canal, in all three fishes, is said to traverse the so-called marginal and postorbital bones of Traquair's descriptions, both of which bones must be squamosals, or one of them a squamosal and the other a squamoso-postfrontal. In the posterior bone of the two the canal is joined by the dorsal end of what seems to be a preopercular canal; and in the anterior one, it turns downward to encircle the eye, being joined, at or near the bend, by the groove that I have just above proposed to consider as the homologue of the middle head line of pit organs of *Amia*. At the level of the lower edge of the orbit a branch is sent backward from the suborbital groove, this branch apparently being the homologue of the horizontal cheek line of pit organs of *Amia*. The groove that appears to be the homologue of the anterior head line of pit organs of *Amia*, and the anterior continuation of which is the supraorbital canal, begins on the bone that I have above proposed to consider as a parietal, the frontal of Newberry and Huxley [48], and runs forward onto a bone considered by Huxley as a prefrontal and by Traquair as a preorbital. Because of its relations to the canal I should consider this latter bone as a frontal, a nasal bone perhaps lying anterior to it. The two frontal bones, as thus identified, have closely the position of the frontal bones of *Acipenser*, and they enclose between their anterior ends a median ethmoid, as they may do also in *Acipenser*. In *Coccosteus* the hind end of the supraorbital groove joins the groove of the middle head line, exactly as, in *Salmo namaycush*, the anterior head line of pit organs joins the middle head line.

In *Homosteus*, the sensory grooves, as described by Traquair [76], are much less complete than in *Coccosteus*, *Dinichthys* and *Titanichthys*, the supratemporal and supraorbital grooves both being wanting.

In *Pterichthys* and *Bothriolepis* the grooves agree closely with those of *Homosteus*, if it be assumed that the middle head lines of the latter fish have anastomosed, in the two former fishes, in the mid-dorsal

line to form a complete cross-commissure. The supratemporal and supraorbital grooves would then be wanting in *Pterichthys* and *Bothriolepis*, as they are in *Homosteus*, and the so-called median occipital bone would necessarily contain parietal elements. The so-called post-median bone would then probably be a median frontal, and the pre-median bone an ethmoid.

In the Labyrinthodonta, according to Fritsch [38], there were "mucous canals", which are represented by half cylindrical grooves on certain of the cranial bones, these grooves varying greatly in extent and clearness, and becoming deeper and more clearly defined with age. In the *Stegocephali* these grooves are said not to be found. The character of the grooves and the varying relations of certain of them to the cranial bones, seems to preclude them from being, all of them, the exact homologues of the latero-sensory canals of fishes, and to suggest that they may be the homologues of the grooves that lodge the lines and patches of nerve sacs in *Acipenser* and *Scaphirhynchus*.

### Summary.

The latero-sensory lines of fishes develop centrifugally from some central point or points, following, in this development, predetermined lines of least resistance. These predetermined lines are remarkably constant in position, but they nevertheless present certain variations, certain of which are characteristic of different groups or orders of fishes. A line of least resistance usually followed, in the centrifugal development by a certain sensory line, may be, in certain other fishes, invaded as it were, and so taken possession of by another sensory line, this then becoming a characteristic of a group of fishes.

The latero-sensory lines, once developed, may become enclosed in canals, and, according to existing accounts, this enclosure takes place in two distinctly different manners, which may be called the plagiostomian and the teleostean.

The plagiostomian canal is the result of a dehiscence or deliquescence in the central portion of a solid cord of cells formed by an involution of the deeper layers only of the ectoderm, while the teleostean canal is the result of a much larger involution which involves the

entire ectoderm and includes within it the ectodermal region that gives origin to the plagiostomian canal.

Both of these canals must be derived from some common earlier condition of the system, which is apparently represented in the pit lines of *Amia*.

The plagiostomian canal is found not only in the Selachioidei and Batoidei but probably also in the Ganoidei Chondrostei.

The teleostean canal is found not only in all the Teleostei but also in the Ganoidei Holostei, and quite undoubtedly also in the Crossopterygii.

In the Holocephala, the open latero-sensory grooves apparently represent a condition antecedent to and hence in a way intermediate to the plagiostomian and teleostean canals.

In the Dipnoi, the manner of development of the canals is not yet known.

In the Plagiostomata the anterior end of the supraorbital canal turns laterally and backward morphologically posterior to the nasal apertures. In the Crossopterygii and Ganoidei Holostei it turns laterally and backward in the same manner, but passes between the two nasal apertures instead of posterior to them. In the Teleostei it runs forward mesial to both apertures, and may even turn laterally and backward anterior to them. These relations of this canal to the nasal apertures are apparently without exception, and hence are of taxonomic value.

An ethmoidal, or anterior infraorbital cross-commissural canal is found in the Ganoidei Holostei, the Crossopterygii, the Holocephala, and in certain of the Ganoidei Chondrostei and Plagiostomata. It is not known in any of the Teleostei but may be there represented by a line of pit organs. In the Muraenidae there is a median ethmoidal latero-sensory chamber formed by the coalescence of two parallel longitudinal canals. This chamber is the homologue of the so-called median canal of the Plagiostomata, and is a markedly selachian characteristic.

Spiracular latero-sensory organs are known only in the two living Ganoidei Holostei and in certain of the Selachioidei.



The point of origin of the supratemporal canal from the main infraorbital canal is very variable in its relations to the sense organs of the latter line. This is particularly true of the Chondropterygii. In the Teleostei, Ganoidei Holostei and Crossopterygii it apparently has a constant position, but even here there may or may not be an ante-commissural, postfacial sense organ which, when found, is usually enclosed in the hind end of the squamosal. In the bony fishes the canal is almost invariably enclosed in an independent extrascapular bone or bones. In *Cottus* and in certain of the Ostariophysi it is partly enclosed in the parietal; but there is here quite certainly a fusion of parietal and extrascapular elements.

The dermal postfrontal bone encloses, and develops in relation to the dorsal postorbital sense organ of the main infraorbital line. It is a purely dermal bone and must in no way be confused with that primary ossification of the postorbital process of the skull that is variously known as the postfrontal, auto-postfrontal, and sphenotic.

Palais Carnolès, Menton, April 11<sup>th</sup>, 1904.

---

## Bibliography.

---

1. Agassiz, L., Recherches sur les poissons fossiles. 1833—43.
2. Allis, Edward Phelps jr., The anatomy and development of the Lateral Line System in *Amia calva*. Journ. of Morph. Vol. 2. April 1889.
3. —, The Morphology of certain of the bones of the cheek and snout of *Amia calva*. Journ. of Morph. Vol. 14. Nov. 1898.
4. —, A reply to certain of Coles criticisms of my work on *Amia calva*. Anat. Anz. Vol. 15. p. 364—379. Febr. 1899.
5. —, On certain homologies of the Squamosal, Intercalar, Exoccipitale and Extrascapular bones of *Amia calva*. Anat. Anz. Vol. 16. p. 49—72. June 1899.
6. —, The Lateral Sensory Canals in *Polypterus bichir*. Anat. Anz. Vol. 17. 1900.
7. —, The Premaxillary and Maxillary Bones, and the Maxillary and Mandibular breathing valves of *Polypterus bichir*. Anat. Anz. Vol. 18. 1900.
8. —, The Lateral Sensory Canals, the Eye-muscles and the peripheral distribution of certain of the Cranial nerves of *Mustelus laevis*. Q. J. M. S. Vol. 45. Nov. 1901.
9. —, The Lateral Sensory System of the Muraenidae. Internat. Monatschr. f. Anat. u. Phys. Vol. 20. 1902.
10. —, On Certain features of the Lateral Canals and Cranial Bones of *Polyodon folium*. Zool. Jahrb. Vol. 17. March 1903.
11. —, The Skull, and the Cranial, and First Spinal muscles and nerves in *Scomber scomber*. Journ. of Morph. Vol. 18. April 1903.
12. Andres, A., Anatomia della Tinca, con referenza ad altre Ciprinidae. Milano 1899.
13. Balfour, F. M., Comparative Embryology. Vol. 2. 1881.
14. Baur, G., The Stegocephali, a phylogenetic Study. Anat. Anz. Vol. 11. March 1896.
15. Bodenstein, E., Der Seitenkanal von *Cottus gobio*. Zeitschr. f. wiss. Zool. Vol. 37. Aug. 1882.
16. Boulenger, G. A., Matériaux pour la Faune du Congo. Poissons nouveaux. Vol. 1. Fasc. 1. Brux. 1898.
17. —, Synopsis of the suborders and families of Teleostean fishes. Ann. & Mag. Nat. Hist. Ser. 7. Vol. 13. March 1904.
18. Brauer, A., Beiträge zur Kenntnis der Entwicklung und Anatomie der Gymnophionen. Zool. Jahrb. Supp. 7. 1904.
19. Bridge, T. W., Cranial Osteology of *Amia calva*. Journ. Anat. u. Phys. Vol. 11. p. 605. July 1877.

20. Burne, R. H., Note on the innervation of the Supraorbital Canal of the Catfish. P. Z. S. Lond. 1901. Vol. 1. p. 184—187.
21. Clapp, C. M., The Lateral Line System of *Batrachus tau*. Journ. of Morph. Vol. 15. 1898.
22. Coggi, A., Les vesicles de Savi et les organes de la ligne laterale chez les Torpilles. Arch. Ital. Biol. Vol. 16. 1891.
23. —, Nouvelles recherches sur le developpement des ampoules de Lorenzini. Arch. Ital. Biol. Vol. 38. 1902.
24. —, Sviluppo degli organi di senso laterale delle ampolle di Lorenzini e loro nervi rispettivi in Torpedo. Arch. Zool. Vol. 1. 1902.
25. Cole, F., On the Cranial Nerves of *Chinaera monstrosa*, with a discussion of the Lateral Line System and of the Morphology of the Chorda tympani. T. R. S. Edin. Vol. 38. 1896.
26. —, Observations on the Structure and Morphology of the Cranial Nerves and Lateral Sense Organs of Fishes, with special reference to the genus *Gadus*. Tr. Linn. Soc. Lond. Vol. 7. 1898.
27. — u. Johnstone, J., The Plaice (*Pleuronectes*). Vol. 10. Rept. of Lancs. Sea Fisheries for 1901.
28. Collinge, W. E., The Lateral Canal System of *Lepidosteus osseus*. Proc. Birm. Phil. Soc. Vol. 8. 1893.
29. —, The Lateral Canal System of Fishes. I. Ganoidei. Q. J. M. S. Vol. 36. 1894.
30. —, On the Sensory Canal System of Fishes. Teleostei. P. Z. S. Lond. 1895.
31. Cope, E. D., On the characters of some Palaeozoic fishes. Proc. U. S. Nat. Museum. Vol. 14. Wash. 1901.
32. Cuvier, G., Le Regne Animal. Paris. Ed. 2. Vol. 8.
33. Dean, Bashford, The Devonian "Lamprey" *Palaeospondylus gunni*, Traquair with notes on the systematic arrangement of the fish-like Vertebrates. N. Y. Acad. Sci. Mem. Vol. 2. Pt. 1. 1899.
34. —, Palaeontological Notes. N. Y. Acad. Sc. Mem. Vol. 2. Pt. 3. 1901.
35. Erdl, M. P., Beschreibung des Skeletts des *Gymnarchus niloticus* nebst Vergleichung mit Skeletten formverwandter Fische. Kl. d. k. Ak. d. Wiss. Vol. 5. 1847.
36. Ewart, J. C., The Sensory Canals of *Laemargus*. T. R. S. Edin. Vol. 37. 1892.
37. — u. Mitchell, J. C., The Sensory Canals of the Common Skate. T. R. S. Edin. Vol. 37. 1892.
38. Fritsch, G., Fauna der Gaskohle und der Kalksteine der Permformation Böhmens. Prag 1888—90.
39. Garman, S., On the Lateral Line System of the Selachia and the Holocephala. Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard. Vol. 17. 1888.
40. Gegenbaur, C., Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere. Leipzig.
41. Guitel, F., Recherches sur la ligne laterale de la Baudroie (*Lophius piscatorius*). Arch. Zool. Experim. Ser. 2. Vol. 9.
42. Gunther, A. C. L. G., Handbuch der Ichthyologie. Wien 1886.
43. —, Challenger Reports, Deep Sea Fishes. Vol. 22.
44. Harrison, H. S., On the Perilymphatic Spaces of the Amphibian Ear. Intern. Monatsschr. f. Anat. u. Phys. Vol. 19. 1902.
45. Harrison, R. G., Experimentelle Untersuchungen über die Entwicklung der Sinnesorgane der Seitenlinie bei den Amphibien. Arch. Mik. anat. Vol. 63. 1903.

46. Herrick, C. J., The Cranial and First Spinal Nerves of *Menidia*: a contribution upon the nerve components of the Bony Fishes. Journ. Comp. Neur. Vol. 9.
47. —, Cranial Nerves and Cutaneous Sense Organs of the North American Siluroid Fishes. Journ. Comp. Neur. Vol. 11. 1901.
48. Huxley, T. H., Preliminary Essay upon the Systematic Arrangement of the Fishes of the Devonian Epoch. Mem. Geol. Surv. Dec. 10. London 1861.
49. —, A Manual of the Anatomy of the Vertebrated Animals. N. Y. 1872.
50. Hyrtl, J., Beitrag zur Anatomie von *Heterotis Ehrenbergii*. Denkschr. d. math.-naturw. Klasse d. k. Akad. Wien. Vol. 8. 1855.
51. Jordan, D. S. u. Evermann, B. W., Fishes of North and Middle America. Bull. U. S. Nat. Mus. No. 47. Washington 1896—1900.
52. Juge, M., Recherches sur les nerfs cerebraux et la musculature cephalique du *Silurus glanis*. Geneva 1899.
53. McMurrich, J. P., Osteology of *Ameiurus catus*. Proc. Canad. Inst. Vol. 2. 1884.
54. Newberry, J. S., Palaeozoic Fishes of N. America. Mon. 16. U. S. Geol. Sur.
55. Pander, C. H., Über die Ctenodipterinen des devonischen Systems. St. Petersburg 1858.
56. —, Über die Saurodipterinen, Dendrodonten, Glyptolepiden und Cheirolepiden des devonischen Systems. St. Petersburg 1860.
57. Parker, W. K., On the Structure and Development of the Skull in the Salmon. Phil. Trans. Roy. Soc. 1873.
58. —, On the development of the Skull in *Lepidosteus osseus*. Phil. Trans. Roy. Soc. 1882.
59. —, On the Structure and Development of the Skull in the Sturgeon. Phil. Trans. Roy. Soc. 1882.
60. Pollard, H. B., The Lateral Line System in Siluroids. Zool. Jahrb. Vol. 5. 1892.
61. —, On the Anatomy and Phylogenetic Position of *Polypterus*. Zool. Jahrb. Vol. 5. 1892.
62. Reis, O. M., Über *Acanthodes Bronni*, Agassiz. Morph. Arb. Vol. 6. 1896.
63. Sagemehl, M., Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Fische. Das Cranium von *Amia calva*. Morph. Arb. Vol. 9. 1883.
64. —, Das Cranium der Characiniden. Morph. Jahrb. Vol. 10. 1884.
65. —, Das Cranium der Cypriniden. Morph. Jahrb. Vol. 17. 1891.
66. Schleip, W., Die Entwicklung der Kopfknochen bei dem Lachs und der Forelle. Anat. Hefte. Vol. 23. 1904.
67. Solger, B., Neue Untersuchungen zur Anatomie der Seitenorgane der Fische. I. Das Seitenorgan von *Chimaera*. Arch. Mikr. Anat. Vol. 17. 1879.
68. —, Die Seitenorgane der Selachier. Arch. Mikr. Anat. Vol. 17.
69. —, Die Seitenorgane der Knochenfische. Arch. Mikr. Anat. Vol. 18.
70. Traquair, R. H., On the asymmetry of the Pleuronectidae, as elucidated by an examination of the skeleton of the Turbot, Halibut and Plaice. Trans. Linn. Soc. Vol. 25. 1865.
71. —, On the Cranial Osteology of *Polypterus*. Journ. Anat. and Phys. Ser. 2. Vol. 7. Nov. 1870.
72. —, Ganoid fishes of the British Carboniferous formations. I. Palaeoniscidae. London 1877.
73. —, On the Structure and Affinities of the Platysomidae. Trans. Roy. Soc. Edin. Vol. 29. 1879.



74. Traquair, R. H., On Chondrosteus acipenseroides. Geol. Mag. June 1887.
75. —, On the Structure and Classification of the Asterolepidae. Ann. Mag. Nat. Hist. Dec. 1888.
76. —, Homosteus and Coccoosteus compared. Geol. Mag. Jan. 1889.
77. —, On the Structure of Coccoosteus decipiens. Proc. Roy. Phys. Soc. Edin. Vol. 10. 1890.
78. Van Wijhe, J. W., Über das Visceralskelett und die Nerven des Kopfes der Ganoiden und von Ceratodus. Nied. Arch. Zool. Vol. 5.
79. Wilson, H. V., The Embryology of the Sea Bass. Bull. U. S. F. C. Vol. 9.
80. Woodward, A. S., On the presence of a canal system, evidently sensory, in the Shields of Pteraspidian fishes. P. Z. S. London 1887.
81. —, Note on the Lateral Line of Squaloraja. Ib. p. 481.
82. Wright, R. R., Hyomandibular Clefts, and Pseudobranchs of Lepidosteus and Amia. Journ. Anat. and Phys. Vol. 19. 1885.
83. Zittel, K. A., Handbuch der Paläontologie. Bd. 3. 1890.

## Description of Figures.

---

- Fig. 1. Lateral view of the head of a larval *Lepidosteus*, showing the latero-sensory pores.  $\times 5$ .
- Fig. 2a. Lateral view of the anterior end of the skull of an adult *Lepidosteus*, showing lateral sensory canals in green.  $\times 2$ .
- Fig. 2b. Lateral view of the posterior portion of the same skull.  $\times 2$ .
- Fig. 3. Dorsal view of the same, in two sections, 3<sup>a</sup> and 3<sup>b</sup>; showing the latero-sensory canals in full detail on the right side, but the trunks only of the dendritic systems on the left side.  $\times 2$ .
- Fig. 4. Ventral view of the same, in two sections, 4<sup>a</sup> and 4<sup>b</sup>.  $\times 2$ .
- Fig. 5. Lateral view of the head of a 11 mm larva of *Ameiurus nebulosus*.  $\times 12$ .
- Fig. 6. Lateral view of the head of a 22 mm larva of *Esox americanus*.  $\times 10$ .
- Fig. 7. Dorsal view of the skull of an adult *Ameiurus nebulosus*, showing also the infraorbital and preoperculo-mandibular canal bones swung outward and upward into the plane of the dorsal surface of the skull.  $\times 1\frac{1}{3}$ .
- Fig. 8. Lateral view of the head of *Silurus glanis*, showing the lateral-sensory canals and head lines of pit organs.  $\times \frac{1}{4}$ .
- Fig. 9. Dorsal view of the same.  $\times \frac{1}{4}$ .
- Fig. 10. Ventral view of the same.  $\times \frac{1}{4}$ .
- Fig. 11. Lateral view of the skull of *Macrodon trahira*, showing the latero-sensory canals.  $\times 1\frac{1}{3}$ .
- Fig. 12. Dorsal view of the same.  $\times 1\frac{1}{3}$ .
- Fig. 13. Lateral view of the skull of *Hydrocyon brevis*, showing the latero-sensory canals.  $\times 2\frac{2}{3}$ .
- Fig. 14. Lateral view of the same.  $\times 2\frac{2}{3}$ .
- Fig. 15. Lateral view of the skull of *Alestes nurse*, showing the latero-sensory canals.  $\times 2\frac{2}{3}$ .
- Fig. 16. Dorsal view of the same.  $\times 2\frac{2}{3}$ .
- Fig. 17. Dorsal view of the skull of *Carassius auratus*, showing the infraorbital and preoperculo-mandibular canal bones as in Fig. 7.  $\times 2\frac{2}{3}$ .
- Fig. 18. Lateral view of the head of *Moxostoma aureolum* showing the latero-sensory canals and canal bones.  $\times \frac{2}{3}$ .
- Fig. 19. Lateral view of the head of *Esox lucius*, showing the positions of the latero-sensory canals.  $\times \frac{1}{2}$ .
- Fig. 20. Dorsal view of the same.  $\times \frac{1}{2}$ .
- Fig. 21. Ventral view of the same.  $\times \frac{1}{2}$ .

- Fig. 22. Dorsal view of the skull of *Esox lucius*, showing also the infraorbital and preoperculo-mandibular canal bones as in Fig. 7.  $\times \frac{2}{3}$ .
- Fig. 23. The same view of the skull of *Salmo namaycush*.  $\times \frac{1}{2}$ .
- Fig. 24. Lateral view of the head of *Salmo namaycush*; showing the latero-sensory pores and the head lines of pit organs.  $\times 1$ .
- Fig. 25. Dorsal view of the same.  $\times 1$ .
- Fig. 26. Ventral view of the same.  $\times 1$ .
- Fig. 27. Dorsal view of the skull of *Coregonus clupeaformis*, showing also the infraorbital and preoperculo-mandibular canal bones as in Fig. 7.  $\times \frac{2}{3}$ .
- Fig. 28. The same view of the skull of *Alosa sapidissima*, but without the nasal bone.  $\times \frac{2}{3}$ .
- Fig. 29. Lateral view of the head of *Gymnarchus niloticus*, showing the latero-sensory canals and the manner of innervation of the enclosed sense organs.  $\times 1\frac{1}{2}$ .
- Fig. 30. Dorsal view of the skull of *Hippoglossus vulgaris*.  $\times \frac{2}{3}$ .
- Fig. 31. Dorsal view of the skull of *Perca fluviatilis*, showing also the infraorbital and preoperculo-mandibular canal bones as in Fig. 7.  $\times 1\frac{1}{2}$ .
- Fig. 32. The same view of the skull of *Micropterus dolomieu*.  $\times 1\frac{1}{3}$ .
- Fig. 33. The same view of the skull of *Pomatomus saltatrix*.  $\times \frac{2}{3}$ .
- Fig. 34. The same view of the skull of *Archosargus probatocephalus*.  $\times \frac{2}{3}$ .
- Fig. 35. The same view of the skull of *Cottus octodecimspinosus*.  $\times \frac{2}{3}$ .
- Fig. 36. Front view of the end of the snout of *Acipenser sturio*, showing the latero-sensory canals.  $\times 6$ .
- Fig. 37. Lateral view of the head of *Acipenser sturio*, with the skin removed so as to show the dermal bones and the latero-sensory canals.  $\times \frac{1}{2}$ .
- Fig. 38. Dorsal view of the same; showing the canals on the right side and the surface pores and nerve-sacs on the left side.  $\times \frac{1}{2}$ .
- Fig. 39. Ventral view of the same.  $\times \frac{1}{2}$ .
- Fig. 40. Lateral view of the head of *Scaphirhynchus platyrhynchus*.  $\times 1$ .
- Fig. 41. Dorsal view of the same.  $\times 1$ .
- Fig. 42. Ventral view of the same.  $\times 1$ .
- Fig. 43. Lateral view of the same with the skin removed so as to show the dermal bones and the latero-sensory canals.  $\times 1$ .
- Fig. 44. Dorsal view of the same.  $\times 1$ .
- Fig. 45. Ventral view of the same.  $\times 1$ .

## Index Letters.

---

- al* = anterior head line of pit organs.  
*ana* = anterior nasal aperture.  
*ANT* = antorbital.  
*csa* = anterior semicircular canal.  
*cse* = external semicircular canal.  
*e* = eye.  
*ESC* = extrascapular.  
*ESC<sup>l</sup>* = lateral extrascapular.  
*ESC<sup>m</sup>* = mesial extrascapular.  
*ETH* = ethmoid.  
*ETH<sup>p</sup>* = primary ethmoid.  
*FR* = Frontal.  
*ic* = infraorbital canal.  
*ioc* = infraorbital canal.  
*ip* = infraorbital pores.  
*ip<sup>1</sup>* = first infraorbital pore.  
*ip<sup>4</sup>* = fourth infraorbital pore.  
*MD* = mandible.  
*mdt<sup>1</sup>* = first mandibular tooth.  
*ml* = middle head line of pit organs.  
*mx* = so called chain of maxillary bones.
- n* = branches of latero-sensory nerves.  
*NA* = nasal.  
*ns* = nerve sacs.  
*PA* = parietal.  
*pc* = preopercular canal.  
*pmc* = preoperculo-mandibular canal.  
*pna* = posterior nasal aperture.  
*POP* = preoperculum.  
*PSF* = dermal postfrontal.  
*PST* = postorbital ossification; sphenotic.  
*PMX* = premaxillary.  
*sac* = sacculus.  
*sc* = supraorbital canal.  
*SC* = suprascapular.  
*SCL* = supraclavicular.  
*SO* = supraoccipital.  
*sp* = supraorbital pores.  
*SQ* = squamosal.  
*stc* = supratemporal canal.  
*sto* = supratemporal sense organs.  
*ut* = utriculus.
-



## Referate.

Von

Fr. Kopsch.

---

**Sobotta, J.,** *Atlas der descriptiven Anatomie des Menschen. II. Abt. Die Eingeweide des Menschen einschliesslich des Herzens.* Mit 19 farbigen Tafeln, sowie 187 zum Teil mehrfarbigen Abbildungen. München 1904, J. F. Lehmanns Verlag. 16 Mk. Text dazu 3 Mk.

Nur wenig später, als es seiner Zeit der Autor angekündigt hatte, ist die II. Abt. des Atlas erschienen. Die Ausführung der Bilder ist vorzüglich, die Auswahl und Anordnung die im allgemeinen übliche. Überall tritt das Bemühen des Autors nach Schärfe und Genauigkeit der Darstellung hervor. Das von der Verlagsbuchhandlung beigegebene Reklame-Lesezeichen mit den Porträts des Verlegers und einer Anzahl seiner Autoren ist geschmacklos.

---

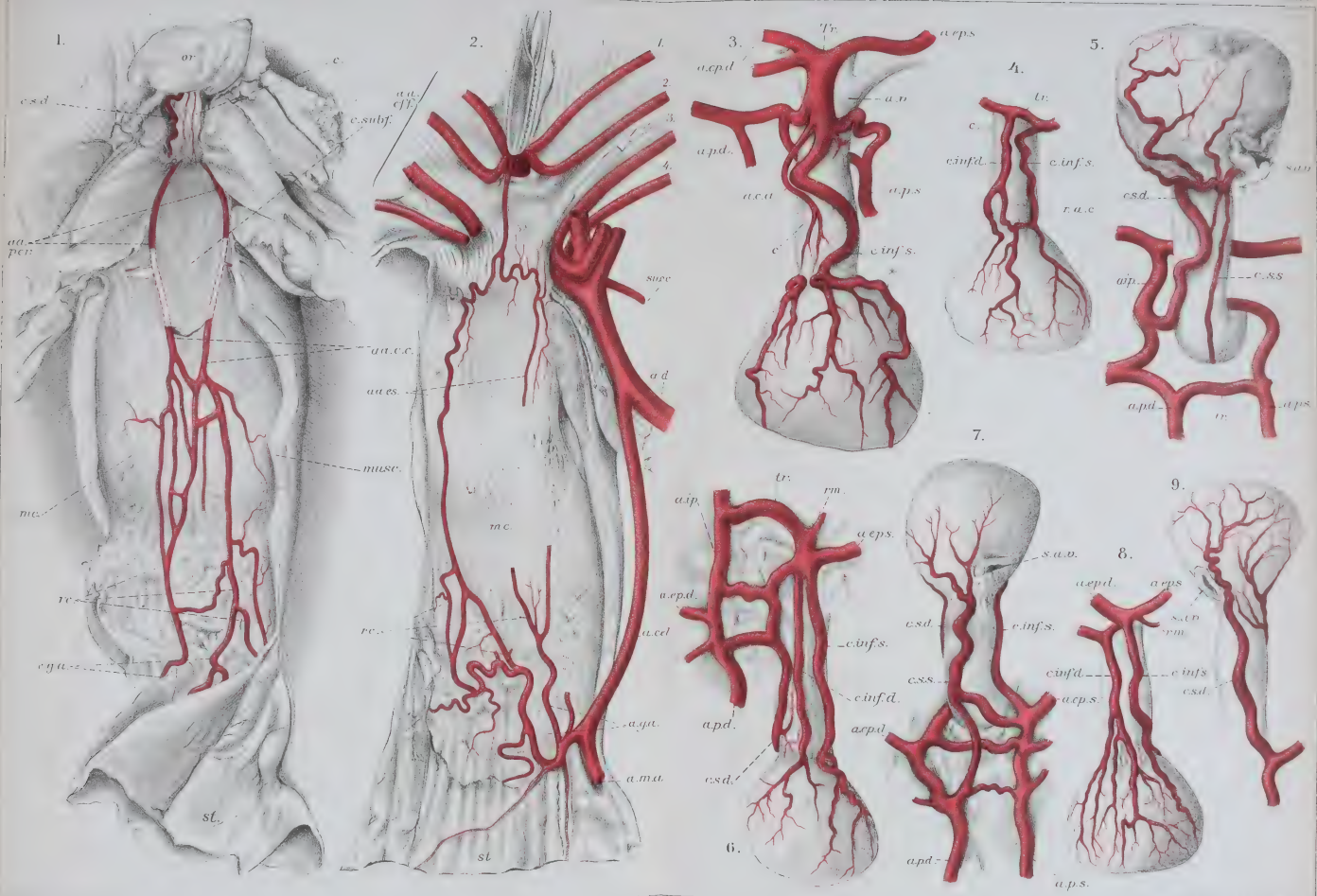
**Böhm, Alexander und Oppel, Albert,** *Taschenbuch der mikroskopischen Technik.* Kurze Anleitung zur mikroskopischen Untersuchung der Gewebe und Organe der Wirbeltiere und des Menschen unter Berücksichtigung der embryologischen Technik. Mit einem Beitrag (Rekonstruktionsmethoden) von Prof. Dr. G. Born. 5. Aufl. von Alexander Böhm. München und Berlin 1904, R. Oldenburg.

Das in fünfter Auflage erschienene Buch ist zeitlich eins der ersten nur der Mikrotechnik gewidmeten Werke gewesen; es hat vielen der seither wie die Pilze erschienenen, sehr viel weniger wertvollen, Büchlein über die Mikrotechnik einzelner Organe zur Grundlage gedient. Inhaltlich stand es und steht es auch jetzt mit in erster Reihe. Die neue von Böhm allein besorgte Ausgabe hat mannigfache Erweiterungen erfahren, so sind die Untersuchungen von Fischer gebührend berücksichtigt worden, wofür einiges in früheren Auflagen Enthaltene ausfallen musste, um den Umfang nicht zu sehr zu vergrössern. Eine Literaturzusammenstellung sowie ein Autoren- und Sachregister erhöhen die Brauchbarkeit des Buches.

---





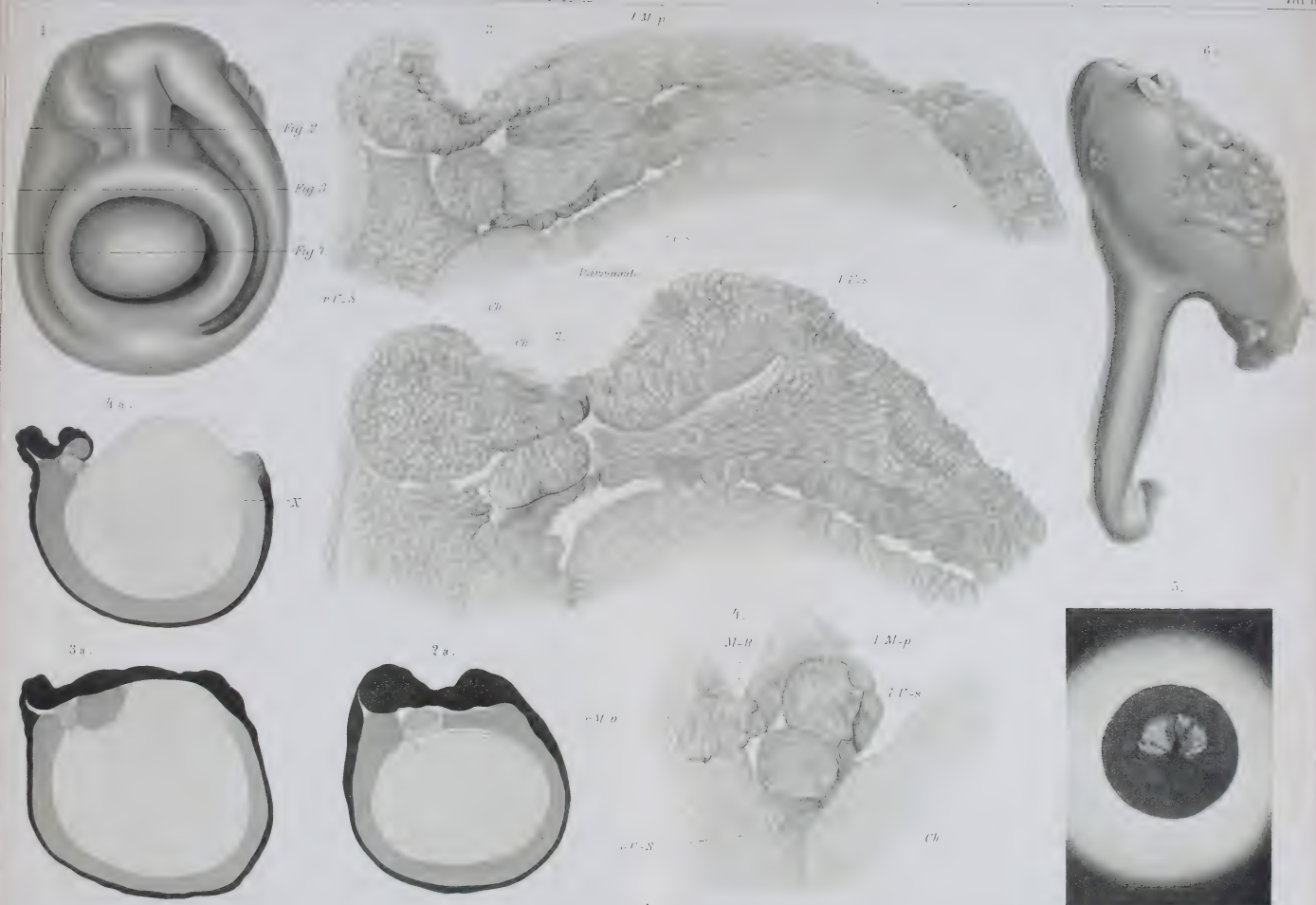


Don. A. Arcangeli ad nat. del.

Carazzi: Sulla circolazione arteriosa cardiaca ed esofagea dello Scyllium catulus.







Hans Hamecher: Über die Lage des kopfbildenden Teiles und der Wachstumszone für Rumpf und Schwanz zum Blastoporusrande bei *Rana fusca*.









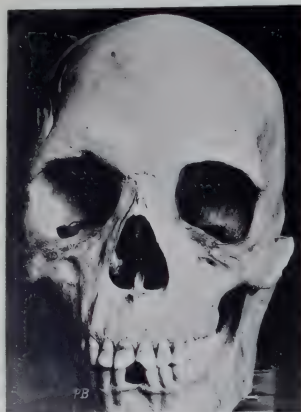


Fig. 1.

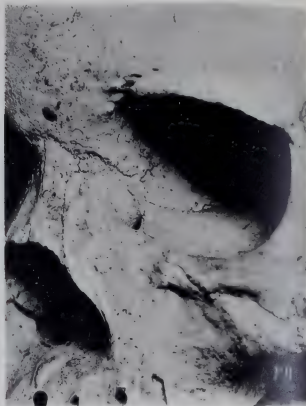


Fig. 2.



Fig. 3.

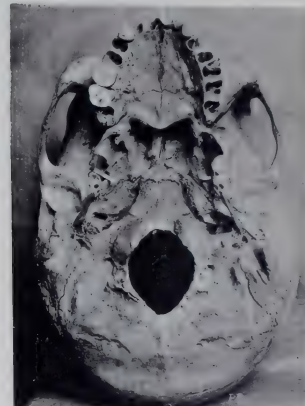


Fig. 4.



Fig. 5.

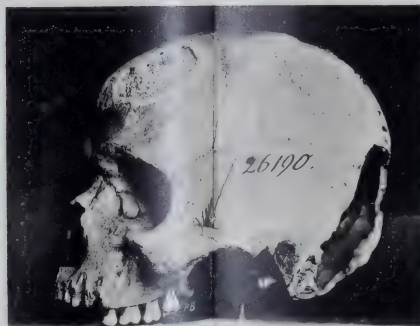


Fig. 6.



Fig. 7.





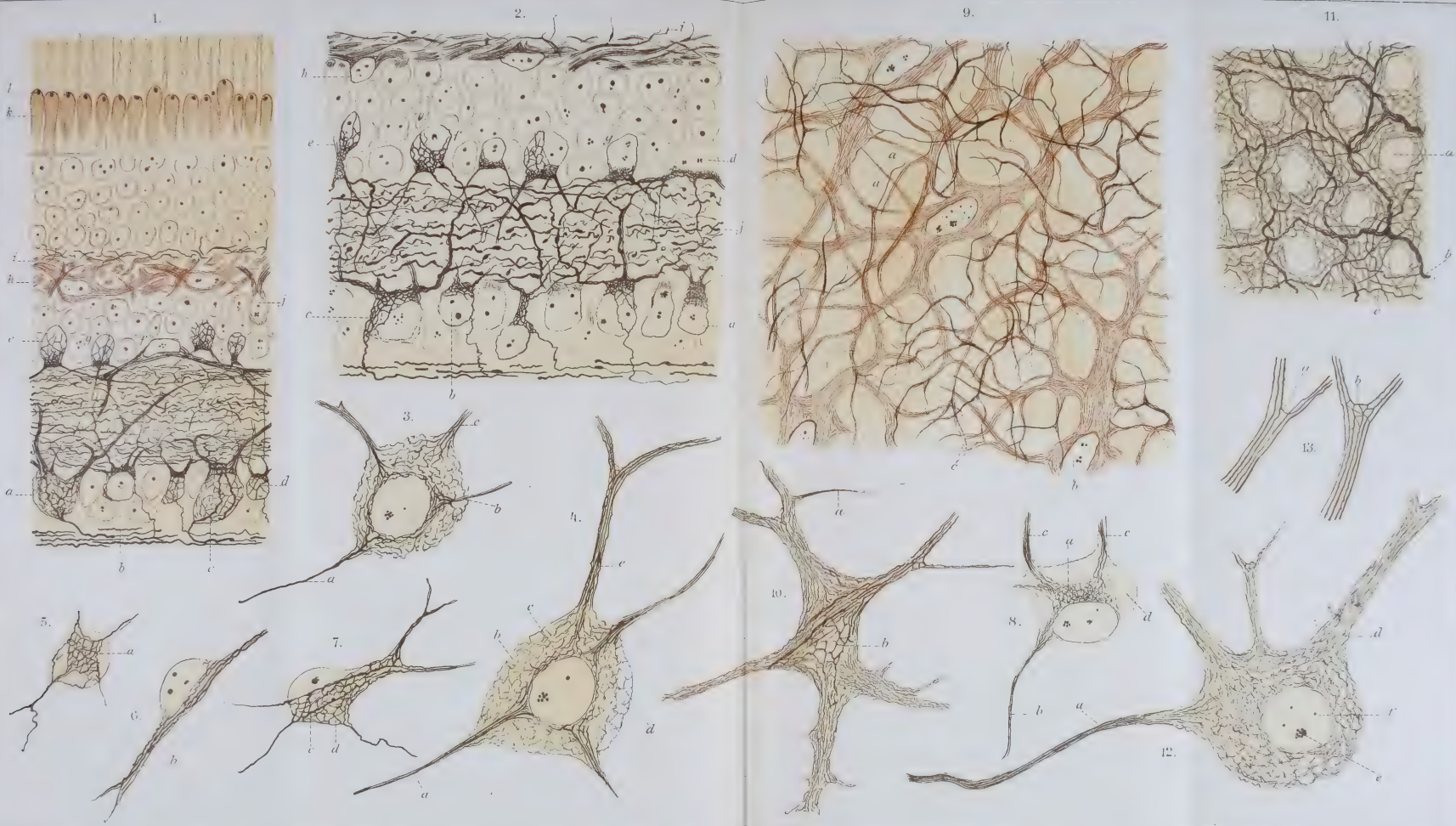






Hans Virchow: Über Zellen an der Oberfläche des Glaskörpers bei einem Alpaccaschaf und bei zwei Hühnern.

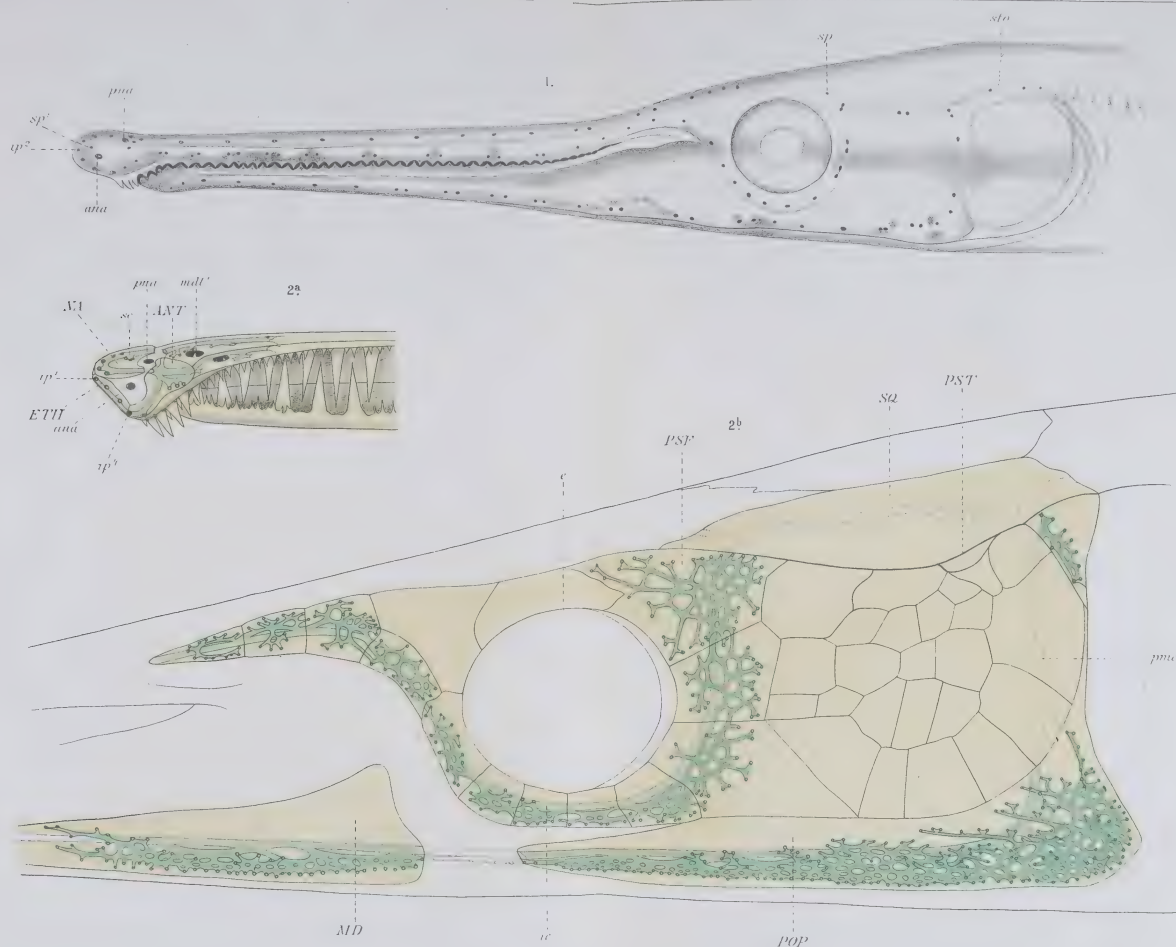




S.R. Cajal: Das Neurofibrillenetz der Retina.





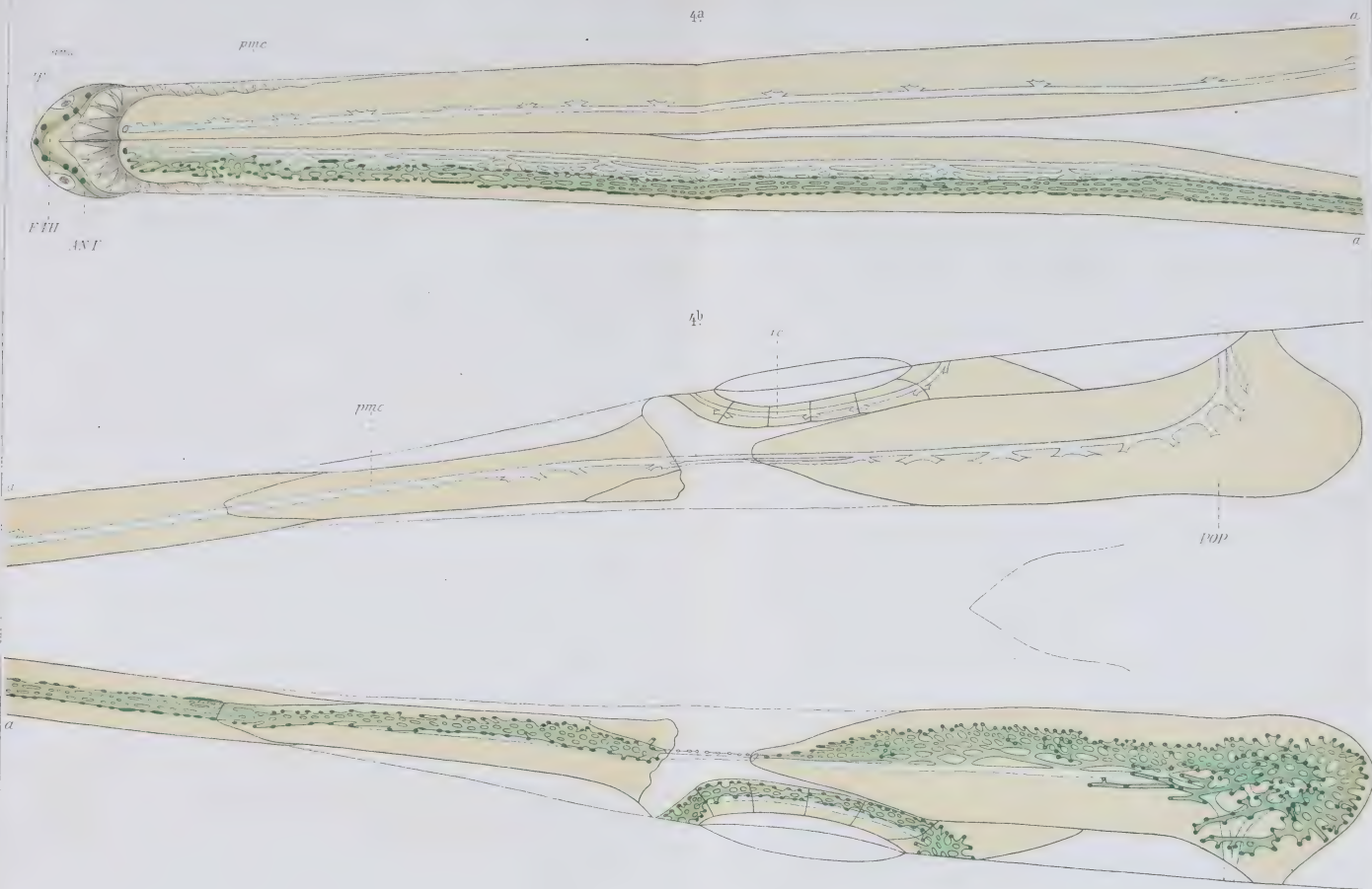




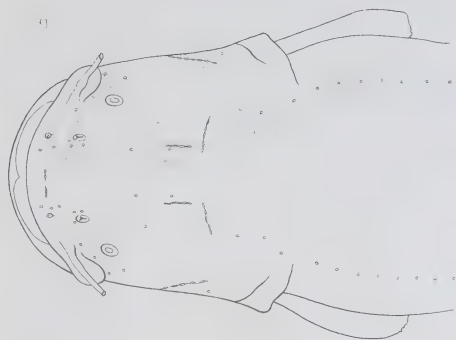
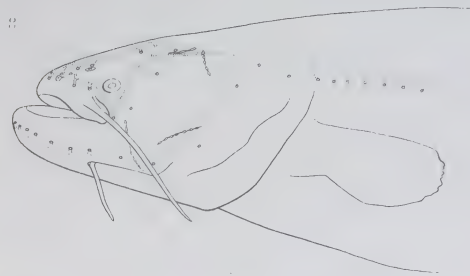
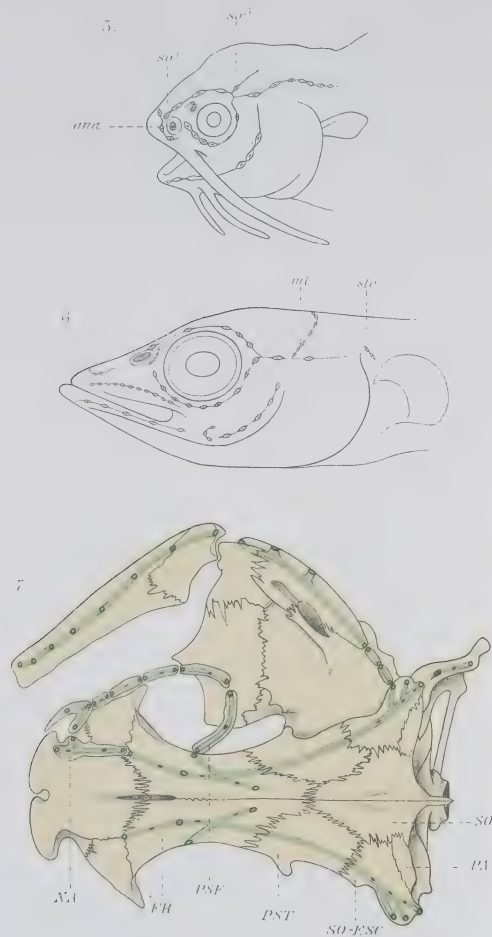






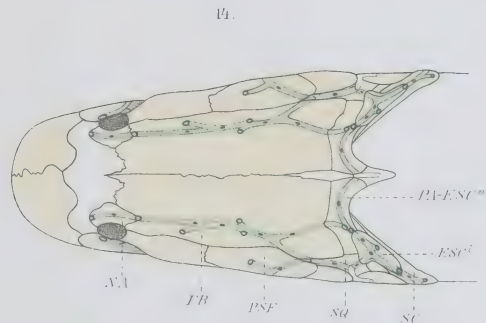
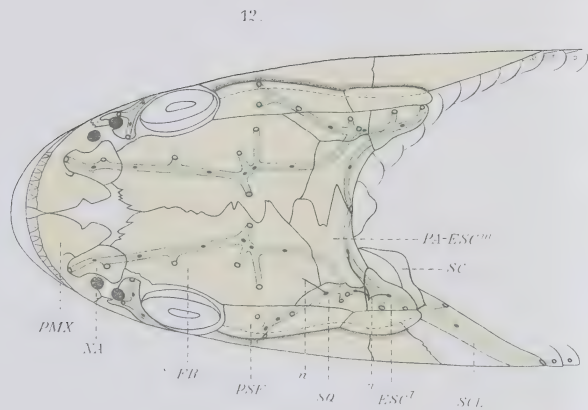
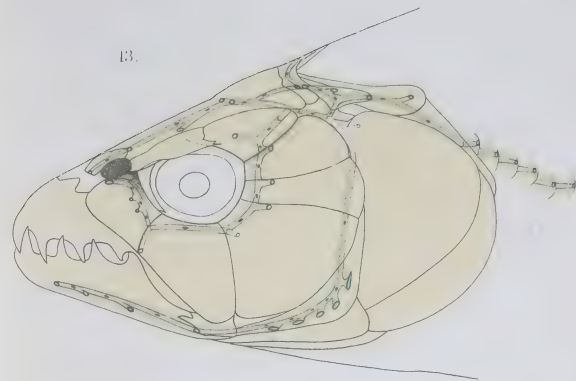
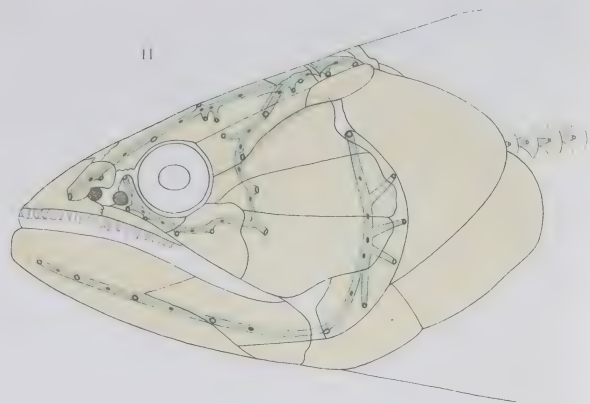






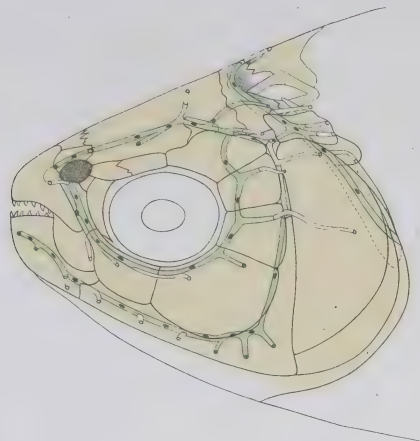




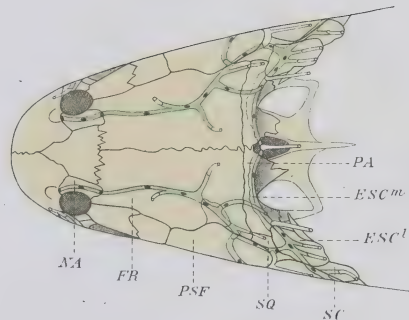




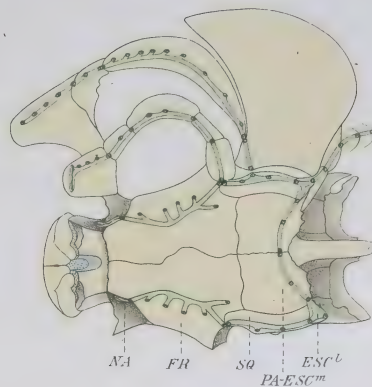
15.



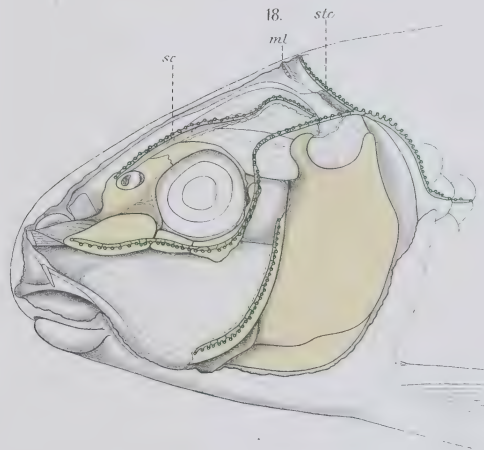
16.



17.



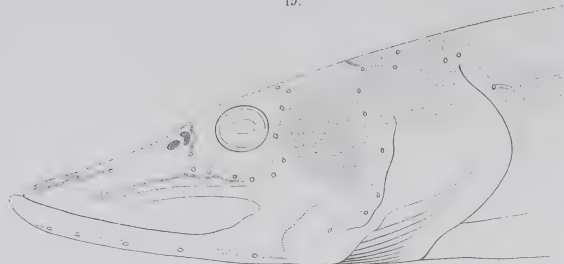
18.



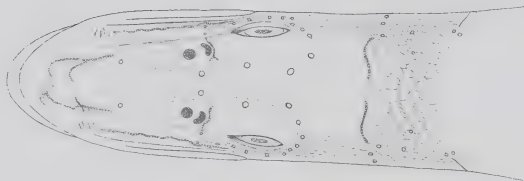




19.



20.



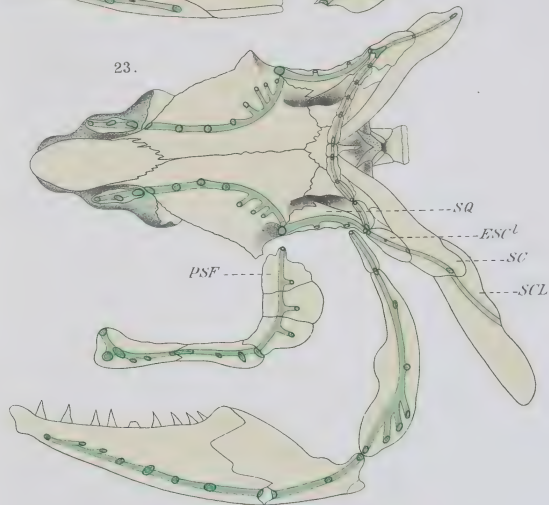
21.



22.



23.

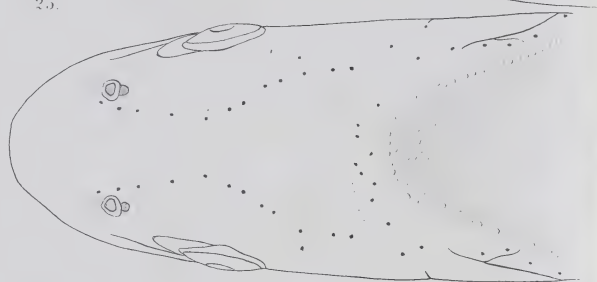




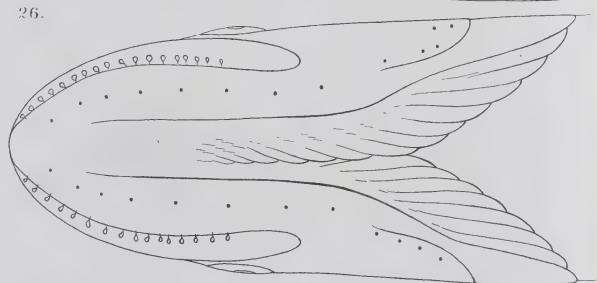
24.



25.



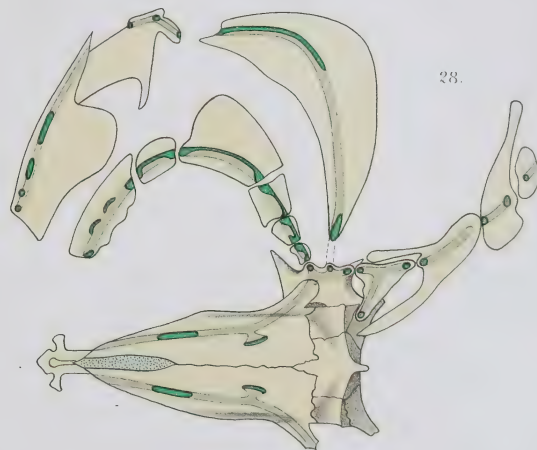
26.



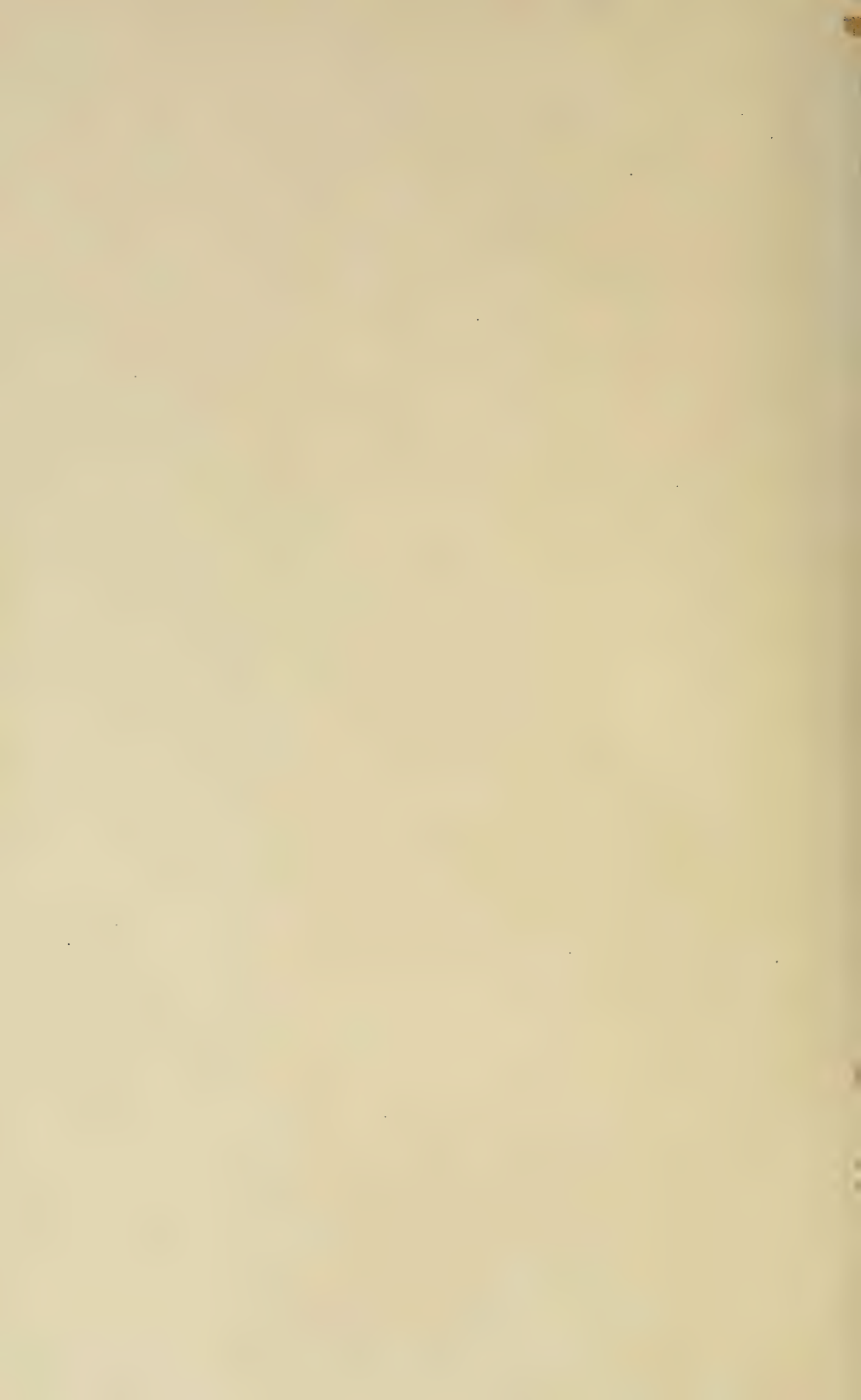
27.



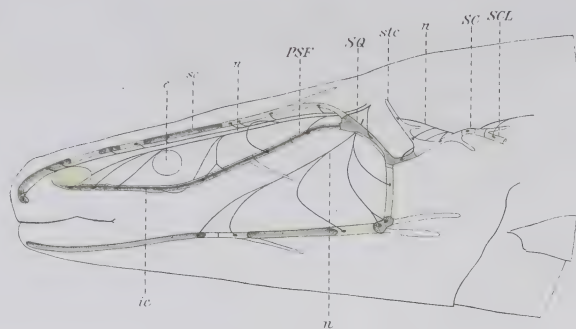
28.



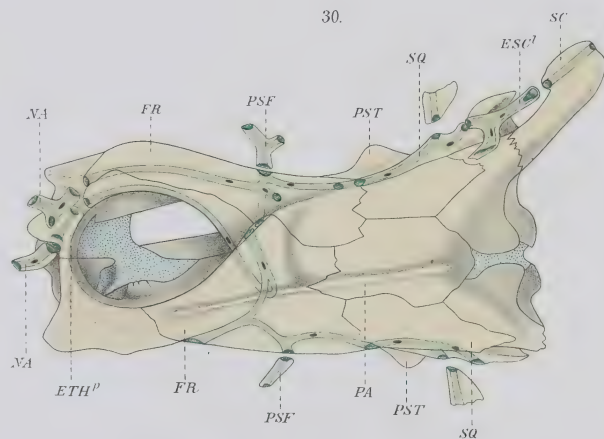




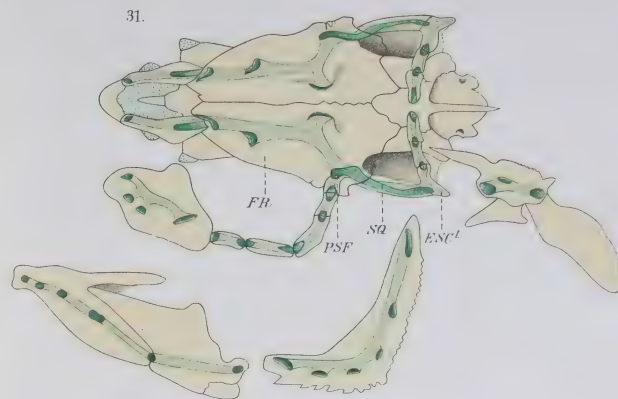
29.



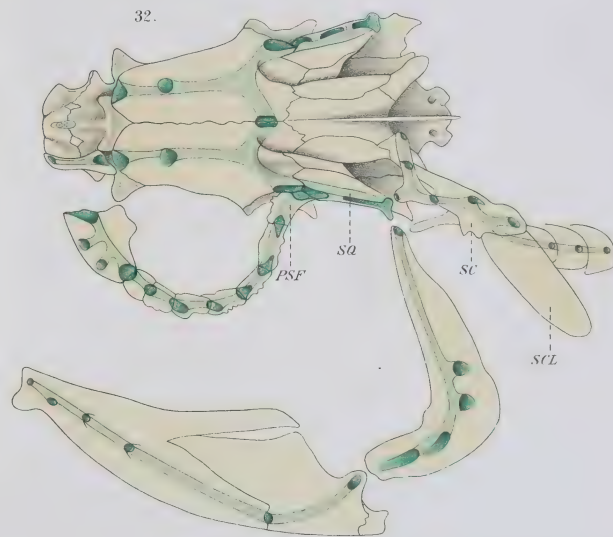
30.



31.

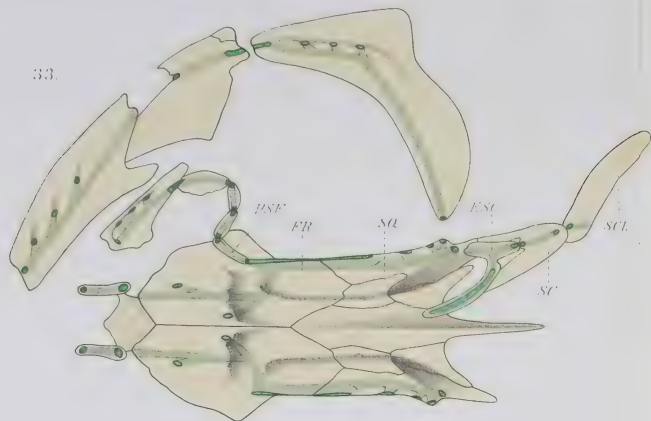


32.

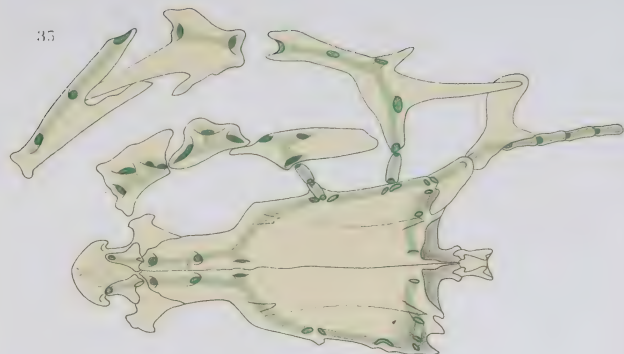




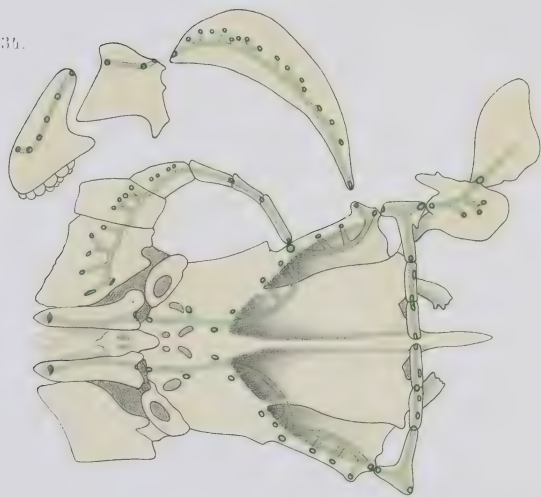
33.



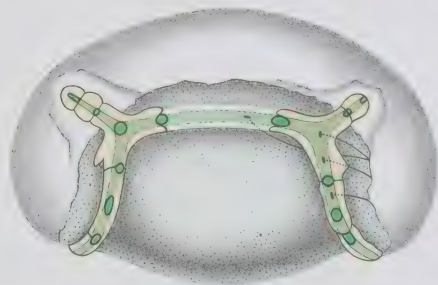
35.



34.



36.







39.

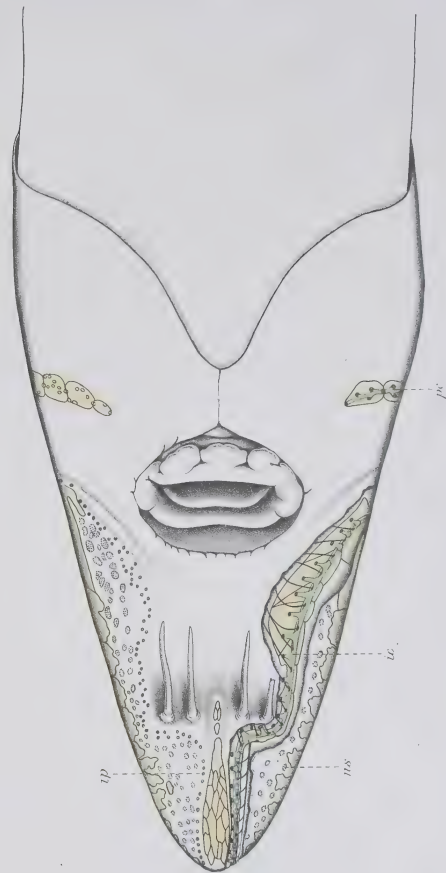

$$\frac{1}{2} \left( \frac{1}{\alpha_1} + \frac{1}{\alpha_2} \right) \leq \frac{1}{\alpha_1 \alpha_2} \leq \frac{1}{2} \left( \frac{1}{\alpha_1} + \frac{1}{\alpha_2} \right) + \frac{1}{2} \left( \frac{1}{\alpha_1} + \frac{1}{\alpha_2} \right) \leq \frac{1}{\alpha_1} + \frac{1}{\alpha_2}$$



Fig. 40.

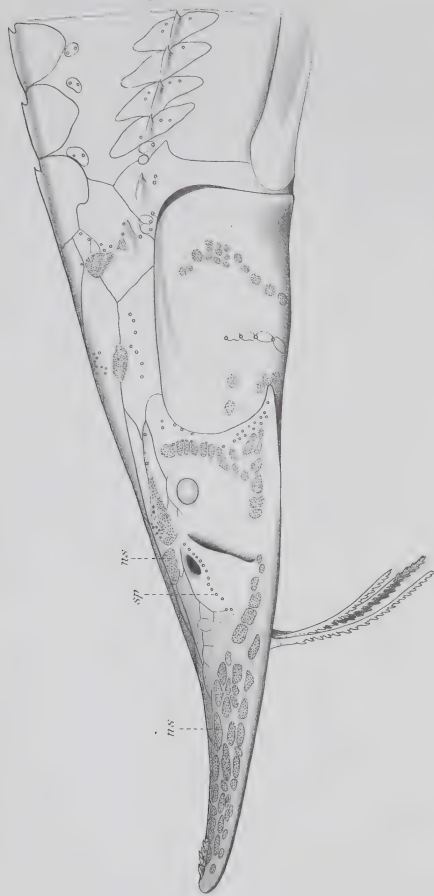


Fig. 41.

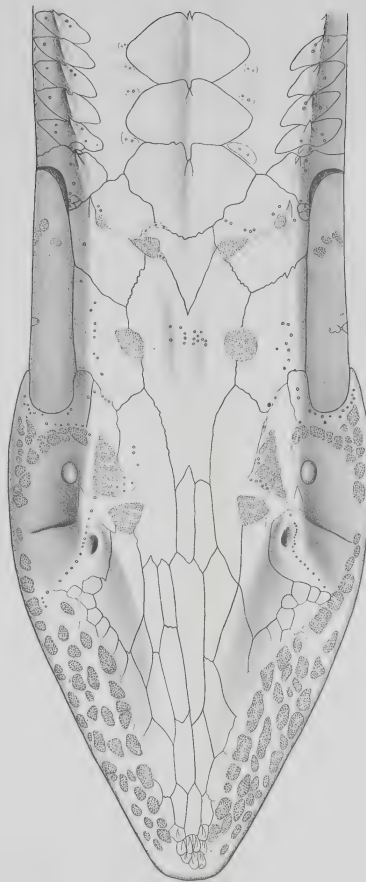
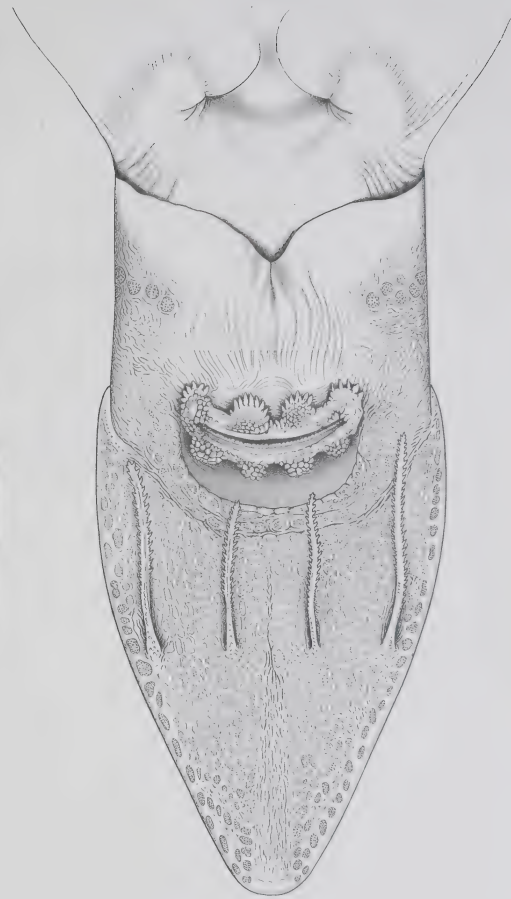
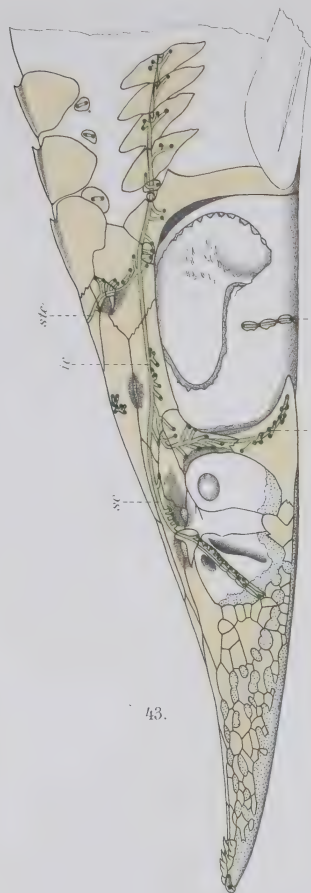


Fig. 42.

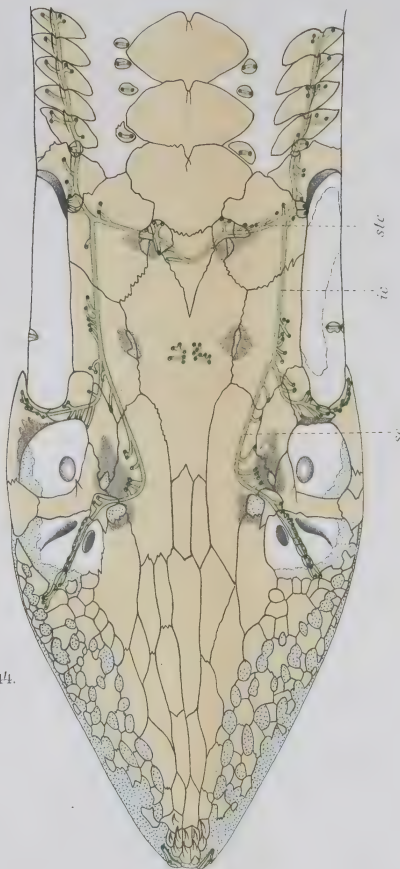








43.



44.



45.







Die Herren Mitarbeiter haben von ihren Aufsätzen 50 Sonderabdrücke frei. Eine grössere Anzahl liefert die Verlagshandlung auf Verlangen zu billigem Preis. Frankierte Einsendungen in lateinischer, französischer, italienischer, englischer oder deutscher Sprache für die „Internationale Monatschrift für Anatomie und Physiologie“ werden direkt an die Redaktion: Dr. Fr. Kopsch, Wilmersdorf bei Berlin, Prinzregentenstr. 59, erbeten.

---

*Reprints. Contributors desiring more than 50 extra copies of their article can obtain them at reasonable rates by application to the publisher Georg Thieme, Leipzig, Rabensteinplatz 2, Germany.*

---

*Contributions* (French, English, German, Italian or Latin) should be sent to the associate editors or to the editor Dr. Fr. Kopsch, Wilmersdorf by Berlin, Prinzregentenstr. 59.

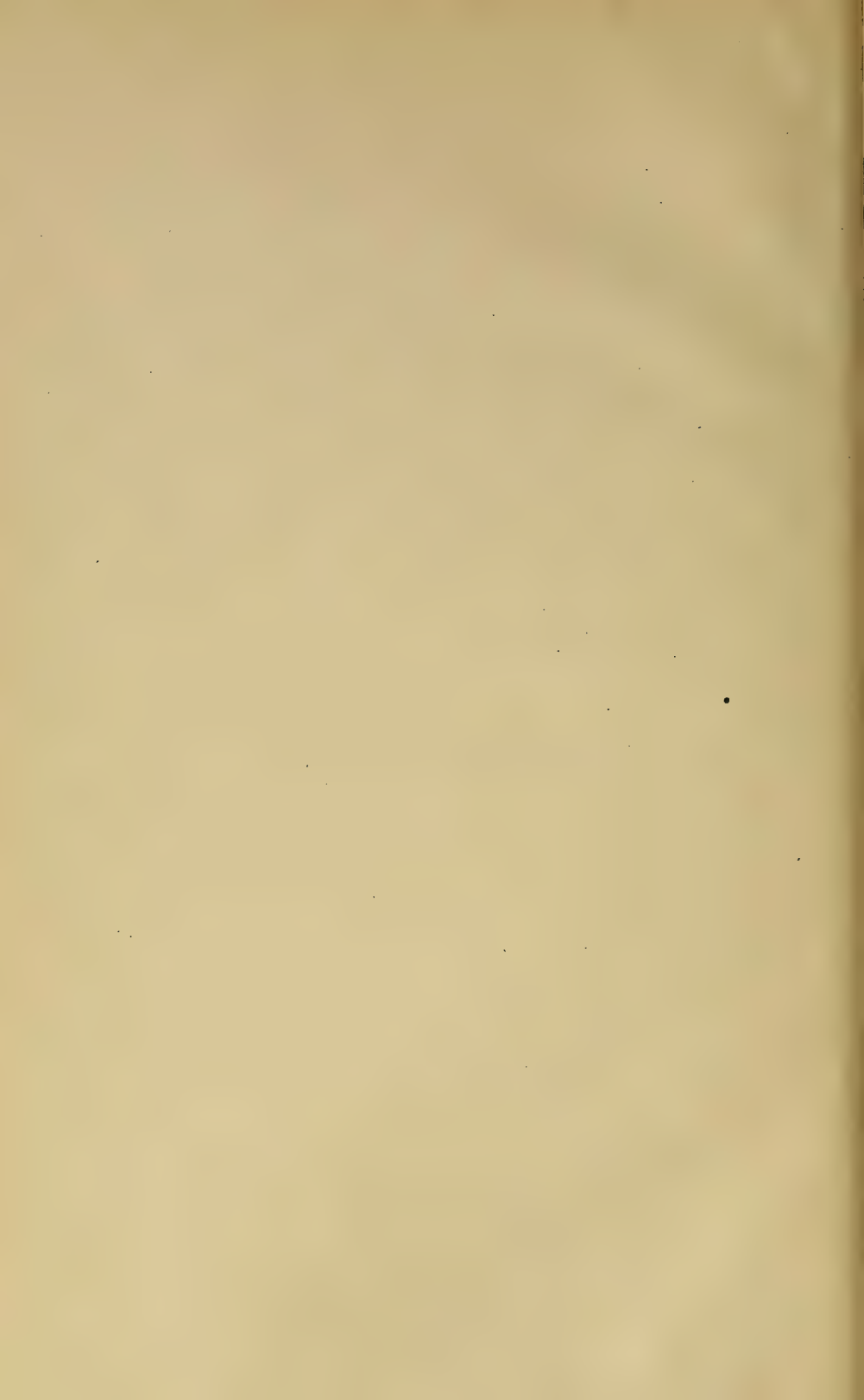
---

**Avis.** Les auteurs des mémoires insérés dans ce journal qui désireront plus de 50 tirages à part de leurs articles, les obtiendront à des prix modérés en s'adressant à M. Georg Thieme, libraire-éditeur, Leipzig, Rabensteinplatz 2, Allemagne.

---

Les articles écrits *en allemand, en anglais, en français, en italien ou en latin* doivent être adressés à l'un des Professeurs qui publient le journal, ou à M. Fr. Kopsch à Wilmersdorf près de Berlin, Prinzregentenstr. 59.

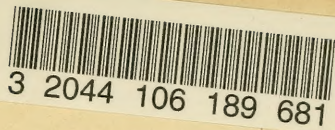












# Date Due

~~23 Apr '51~~

~~25 Apr '51~~

~~MAY 10 1951~~



